

Geruchswahrnehmung und Schwellen von Duftgemischen beim Menschen

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt
von
David M. Goldberg
aus New York/USA

1965

Johann Ambrosius Barth, Leipzig

1967

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 17. Februar 1965

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Th. Ernst

Erstberichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Zweitberichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H.J. Stammer

Sonderdruck aus:

Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde,
Zwanglose Schriftenreihe, Heft 19, 1967

Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde

ZWANGLOSE SCHRIFTENREIHE

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. A. HERRMANN UND PROF. DR. H. JAKOBI

MÜNCHEN

HALLE (SAALE)

Heft 19

GERUCHSWÄHRNEHMUNG UND SCHWELLEN VON DUFTGEMISCHEN BEIM MENSCHEN

von

Dr. rer. nat. Dr. med. David M. Goldenberg

Universität Erlangen-Nürnberg

mit einem Geleitwort von

Professor Dr. W. Neuhaus

Universität Hamburg

Mit 17 Abbildungen



1 9 6 7

JOHANN AMBROSIOUS BARTH • LEIPZIG

Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdrucks,
der fotomechanischen Wiedergabe und insbesondere das der Übersetzung vorbehalten

Copyright 1967 by Johann Ambrosius Barth, Leipzig

Printed in Germany

Lizenz-Nr. 285/125/68/66

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen (Anhalt) L 162/66

Meiner lieben Frau
HILDEGÄRD
zu eigen





Digitized by the Internet Archive
in 2026

Geleitwort

Lange Zeit war die Physiologie des Geruchs ein von der Wissenschaft stark vernachlässigtes Gebiet. Nachdem in den letzten Jahren neue, zuverlässige Methoden der Olfaktometrie entwickelt wurden und auch die elektrophysiologische Methodik für die Geruchsphysiologie angewendet wurde, kamen viele neue und überraschende Ergebnisse. Auffälligerweise betreffen die allermeisten neuen Befunde das Riechen bei Tieren. So wußte man vor einigen Jahren über die Riechleistungen des Hundes und über den Bau seines Riechorgans viel mehr als über beides beim Menschen. Es lag nahe, diese Lücke wenigstens von der Physiologie her zu schließen, zumal der Mensch als Versuchsobjekt in vieler Hinsicht einfacher zu behandeln ist als ein Tier, sei es auch ein hochstehendes wie der Hund.

Der Verfasser der vorliegenden Schrift hat durch seine Versuche gezeigt, daß auch für den Menschen die Gesetzmäßigkeiten des Riechens Geltung haben, die z. B. für den Hund und andere Tiere zutreffen. Er hat seine neuen Befunde in die heutigen theoretischen Anschauungen über die Vorgänge im Riechorgan eingeordnet, was allein durch eine breit angelegte Diskussion über dieses in vielem noch nicht erforschte Gebiet möglich war. So festigen alle in unserem Arbeitskreis erarbeiteten Ergebnisse durch ihre gegenseitige Ergänzung die abgeleiteten theoretischen Auffassungen.

Das Gebiet der vergleichenden Physiologie ist dem wissenschaftlichen Denken des Mediziners nicht mehr so vertraut wie in längst vergangenen Jahrzehnten noch nicht hochspezialisierter Forschung. Um so reizvoller dürfte es daher heute für ihn sein, den Menschen unter solchen Gesichtspunkten betrachtet zu sehen. So hoffe ich, daß der Kliniker der Oto-Rhino-Laryngologie den vorliegenden Beitrag zur Geruchsphysiologie des Menschen begrüßen wird.

WALTER NEUHAUS

Vorwort

Oft eröffnet erst die Entwicklung neuer Untersuchungsmethoden den Zugang zu einem neuen großen Feld wissenschaftlicher Erkenntnisse. In der Erforschung des Geruchssinnes fehlten bis vor kurzem genaue Methoden zur dosierten Reizung, wie sie in den Nachbardisziplinen der Sinnesphysiologie — des Seh- und Hörorgans — schon lange im Gebrauch sind. Die Einführung eines neuen Instrumentes, das von Professor NEUHAUS vor über zehn Jahren entwickelt wurde und seitdem infolge verschiedener Modifikationen auch von dem in dieser speziellen Methodik Unerfahrenen verhältnismäßig einfach verwendbar geworden ist, ist deshalb sehr zu begrüßen. Die folgenden Untersuchungen, die ich mit diesem Strömungsolfaktometer angestellt habe, beschäftigen sich mit der Bestimmung von Schwellenwerten für einzelne und gemischte Duftstoffe beim Menschen. Außerdem habe ich versucht, die gewonnenen Ergebnisse im Licht unserer Kenntnisse über den Vorgang der Geruchswahrnehmung zu diskutieren, unter besonderer Berücksichtigung der Vorgänge an den Geruchsrezeptoren.

Die Literatur über den Geruchssinn ist zwar sehr umfangreich, jedoch unübersichtlich, weil den spärlichen objektiven Befunden eine Fülle von Spekulationen gegenübersteht. Um die folgende Abhandlung möglichst knapp zu halten, mußte versucht werden, eine Auswahl aus der Literatur zu treffen, die zur Einführung in die jeweiligen Gebiete dienen soll, wobei Fragen der Geruchswahrnehmung, der Adaptation, der Unterscheidungsfähigkeit und der Beziehung des Riechvorganges zu anderen physiologischen Parametern besonders berücksichtigt wurden.

Bei der Darstellung meiner Ergebnisse habe ich mich nicht auf die Wiedergabe der Befunde beschränkt, sondern mich bemüht, Schlußfolgerungen zu ziehen und aus ihnen Hypothesen abzuleiten. Sie werden sich der Kritik stellen müssen, die aus der fortschreitenden Zeit mit ihren neuen Erkenntnissen entstehen wird. Es gehört aber zum Wesen aller Wissenschaft, daß Schlußfolgerungen neuen Beobachtungstatsachen standhalten oder weichen müssen. Der Wert von Schlußfolgerungen, seien sie falsch oder richtig, liegt in dem Anreiz zu weiteren Untersuchungen und zur Erarbeitung neuer Befunde.

Ich habe mir auch die Freiheit genommen, hin und wieder auf Gebiete hinzuweisen, die einer weiteren Bearbeitung zu bedürfen scheinen, sowie experimentelle Zugänge zu sich bereits abzeichnenden Problemen anzudeuten. Das Wagnis, das hierin liegt, wird vielleicht durch die Mühen bei der Deutung der

experimentellen Befunde gerechtfertigt. Ich hoffe, daß es mir gelungen ist, dem Gebiet der Geruchsphysiologie einen Beitrag zu liefern und vielleicht andere zu weiteren Untersuchungen anzuregen.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. W. NEUHAUS für sein Geleitwort, die Durchsicht des Manuskriptes und seine stetige Anteilnahme bei der Durchführung der Versuche meinen herzlichen Dank aussprechen. Herrn Professor Dr. H.-J. STAMMER danke ich, daß er es mitermöglichte, den experimentellen Teil dieser Arbeit am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg auszuführen.

Erlangen, im Frühjahr 1966

DAVID M. GOLDENBERG

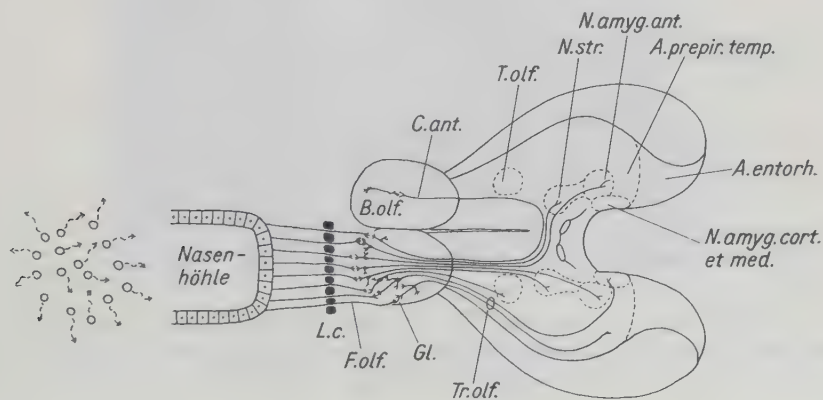
Inhaltsverzeichnis

I. Zur Morphologie und Physiologie des Riechapparates	9
II. Erregung der Sinnesnervenzellen	12
III. Unterscheidungsfähigkeit beim Riechen	13
IV. Die Spezifität der Rezeptoren	16
V. Experimentelle Beweise für die Existenz verschiedener Rezeptorklassen . .	17
VI. Schwellenbestimmung einzelner Duftstoffe	22
1. Apparatur	23
2. Durchführung der Versuche	26
3. Ergebnisse	28
VII. Über die Faktoren, die die Geruchsempfindlichkeit beeinflussen	32
1. Äußere Faktoren	33
2. Innere Faktoren	35
VIII. Die Perzeption von Duftgemischen	42
1. Ausführung der Versuche	44
2. Ergebnisse	44
IX. Die periphere Analyse von Geruchsqualitäten	52
Literaturverzeichnis	55
Sachverzeichnis	62

I. Zur Morphologie und Physiologie des Riechapparates

Die vielen Theorien, die sich schon seit langer Zeit mit dem Riechvorgang beschäftigen, haben hauptsächlich auf zwei Grundfragen eine Antwort zu geben versucht, nämlich wie ein Geruchstoff die Veränderung in der Sinneszelle hervorrufen kann, die dann ihrerseits einen Nervenimpuls erzeugt, und zweitens, wie sich die Wahrnehmung von qualitativen Unterschieden bei der großen Anzahl von verschiedenartigen Duftstoffen vollzieht. Im Gegensatz zu den überwältigenden Fortschritten, die in den verschiedensten Zweigen der Naturwissenschaft, besonders auch auf verwandten Gebieten der Sinnesphysiologie, gemacht worden sind, bleiben diese grundlegenden physiologischen Probleme des Riechvorgangs noch heute weitgehend ungelöst.

Zum besseren Verständnis der Bedeutung dieser Fragen seien zuerst zu Abb.1 die wichtigsten Vorgänge beim Riechen und der Weg der Erregung bis zu den Riechzentren im Gehirn erläutert.



Geruchstoffe Riechepithel 1. Neuron Riechzentren

Abb. 1. Schematische Darstellung des Riechapparates beim Säugetier: L. c. = Lamina cribiformis; F. olf. = Filum olfactorium; Gl. = Glomerulus olfactorius; B. olf. = Bulbus olfactorius; Tr. olf. = Tractus olfactorius; C. ant. = Commissura anterior (Limbus ant.); T. olf. = Tuberculum olfactorium; N. str. = Kern der Stria terminalis; N. amyg. cent. = Nucleus amygdalae centralis; A. prepir. temp. = Area präpiriformis temporalis; A. entorh. = Area entorhinalis; N. amyg. cort. et med. = Nucleus amygdalae medialis. Riechzentren in Anlehnung an ALLISON (1953)

Ein Duftstoff muß so flüchtig sein, daß einige Moleküle in gasförmigem Zustand nach Verteilung in der Luft zur Nase getragen werden können. Nur ein kleiner Teil der Schleimhaut der Nasenhöhle, das Riechepithel, ist mit Geruchsrezeptoren ausgestattet. Dieser Bezirk ist die sog. Riechspalte, die

medial vom oberen Teil des Septums, nach oben von der Lamina cribriformis des Siebbeins und lateral von der oberen Nasenmuschel begrenzt wird und einen Raum von $2,5 \text{ cm}^2$ auf jeder Seite einnimmt (READ 1908). Um eine größere Menge des Luft-Duft-Gemisches zum Riechepithel zu bringen als durch normales Einatmen möglich ist, wird eine Verstärkung des Luftstromes durch „Schnüffeln“ bewirkt. Außerdem werden die Duftmoleküle durch Diffusion in Luft (HENNING 1924, NEUHAUS 1955a u. a.) und in der Schleimschicht (BEIDLER 1954, DRAVNIKS 1964 u. a.) transportiert. Im Riechepithel sind drei verschiedene Zelltypen zu unterscheiden. Stützzellen, Basalzellen und

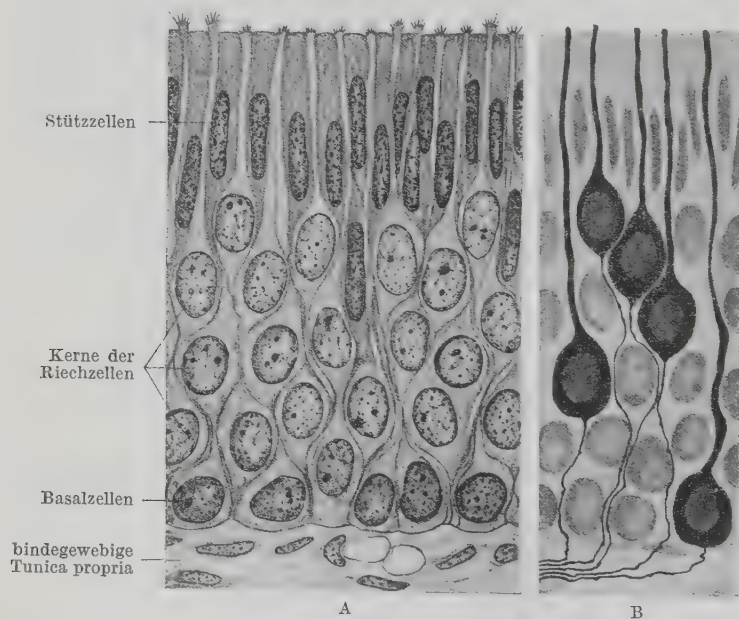


Abb. 2. Riechepithel des Menschen. A. Kern- und Plasmafärbung (HELDSches Molybdänhämatoxylin). B. GOLGI-Imprägnation. Vergr. etwa $600\times$ (nach CLARA, Das Nervensystem des Menschen, Leipzig 1959)

bipolare Sinnesnervenzellen (SCHULTZE 1856, 1862) (Abb. 2). Die letzteren entsenden gegen die freie Oberfläche einen schmalen Fortsatz, der mit einer knopfförmigen Auftreibung, dem Riechkegel (s. LE GROS CLARK und WARWICK 1946), endigt, von dem feine Härchen in den Schleimfilm des Riechepithels hineinragen. Eine Zelle kann bis zu 1000 Haarfortsätze besitzen, wodurch eine wesentliche Oberflächenvergrößerung erreicht wird (BLOOM und ENGSTRÖM 1952). Das Riechepithel des Hundes enthält nach MÜLLER (1955) etwa 1,5 Millionen Sinnesnervenzellen pro cm^2 . Beim Kaninchen wurden 12 Millionen Sinnesnervenzellen pro cm^2 geschätzt (ALLISON und WARWICK 1949). Die proximalen Enden der Riechzellen bilden marklose, mit einer SCHWANNschen Scheide versehene Fasern, die zu Fila olfactoria vereinigt durch die Siebplatte zum Bulbus olfactorius ziehen (CAJAL 1911).

Das Endresultat der Einwirkung der Duftmoleküle auf das Riechepithel ist die Änderung des elektrischen Potentials der Rezeptoren. Bei Einwirkung des Reizes findet wahrscheinlich eine Depolarisation des proximalen Endes der bipolaren Sinnesnervenzelle statt (Generatorpotential), die nun ihrerseits die Aussendung von Nervenimpulsen bewirkt. Bei Erhöhung der Reizintensität wird auch die Anzahl der in einer Sekunde ausgesandten Impulse verändert, so daß unterschiedlich starke physiko-chemische Reize dem Zentralnervensystem als Frequenzmodulation der ausgesandten Impulse übermittelt werden.

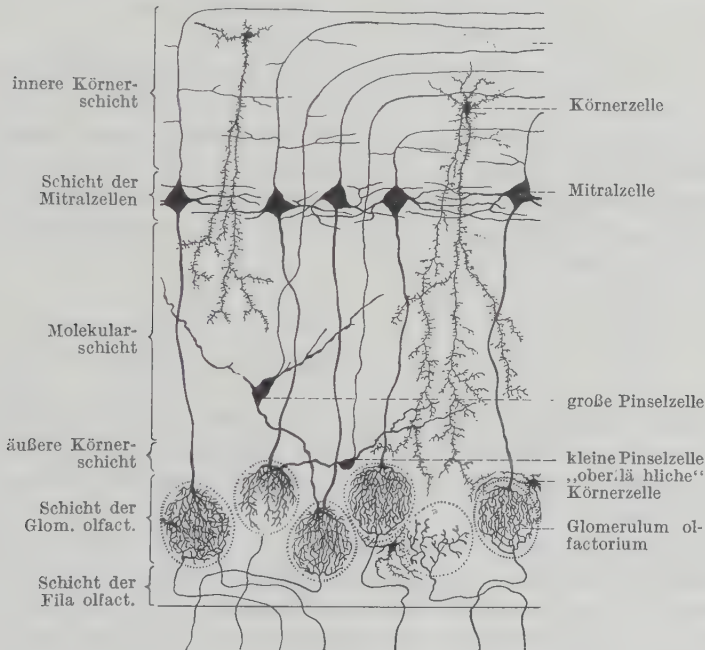


Abb. 3. Histologischer Aufbau des Bulbus olfactorius. (Schema nach CLARA, Das Nervensystem des Menschen, Leipzig 1959)

Der Bulbus olfactorius stellt das primäre Riechzentrum dar. Die Synapse zwischen den Enden der zuführenden Fasern und den Dendriten des zweiten Neurons liegt in den Glomeruli (CAJAL 1911). Diese sphärischen Gebilde bestehen aus dem feinen Fasergeflecht zahlreicher Fila olfactoria und den Dendritenverzweigungen mehrerer zweiter Neurone (Abb. 3). Demnach arbeitet jede Rezeptorzelle mit ihrem Axon als funktionell unabhängige Einheit.

Zwei verschiedene Arten von Ganglienzellen gehen vom Bulbus aus: Mitralzellen und Pinselzellen (CAJALS cellules à panache oder à houppette). Die Mitralzellen stellen die eigentlichen sekundären Neurone der Riechbahn dar. Bei den Tieren mit gut entwickeltem Geruchssinn treten die Fortsätze von mehreren Mitralzellen mit einem Glomerulus olfactorius in Verbindung. Bei den Wirbeltieren mit schlecht entwickeltem oder zurückgebildetem Geruchs-

sinn, z. B. Vögeln, und beim Menschen dagegen treten die Dendriten einer einzigen Mitralzelle mit vielen Glomeruli in Verbindung (s. ALLISON 1953).

Die beiden Bulbi stehen über die vordere Kommissur sowohl miteinander als auch mit den sekundären kontralateralen Riechzentren in Verbindung (CAJAL 1911, ALLISON 1953 u. a.). Man nimmt heute allgemein an, daß die diese Verbindung bildenden Fasern von den Pinselzellen ausgehen.

Die Neuriten der Mitralzellen sammeln sich im Tractus olfactorius (CAJAL 1911, ALLISON und WARWICK 1949), dessen markhaltige Nervenfasern zur Area piriformis anterior und Area periamygdaloidea und zum kleineren Teil zum Tuberculum olfactorium und zum Nucleus olfactorius anterior ziehen (LE GROS CLARK und MEYER 1947). Diese Gebiete werden als sekundäre Riechzentren bezeichnet.

Das Wissen über die zum tertiären Riechzentrum ziehenden Fasern ist noch nicht vollständig gesichert. Zwei Hauptbahnen sind bei den meisten Wirbeltieren allgemein anerkannt, eine zum Hypothalamus und eine andere zu den Kernen der Habenula führende. Die Hippocampusformation, die lange Zeit als ein Riechzentrum betrachtet wurde, gilt heute nur als indirekte Verbindung zu anderen Riechzentren (BRODAL 1947, LE GROS und MEYER 1947, ALLEN 1948, BODIAN 1950).

II. Erregung der Sinnesnervenzellen

Was ist darüber bekannt, auf welche Weise ein Geruchstoff die Veränderung in der Zelle bewirkt, die dann die Aussendung eines Nervenimpulses veranlaßt? Es wurden viele Versuche unternommen, eine Beziehung zwischen den physikalischen und chemischen Eigenschaften eines Duftstoffes und seiner Wirkung auf die Riechmembran zu finden. Übersichten über die umfangreiche Literatur zeigen die Vielzahl der unterschiedlichen Vorstellungen, die man sich auf diesem Gebiet gemacht hat (BEETS 1962a, b, GEREBTZOFF 1953, JONES und JONES 1953, MONCRIEFF 1951, OTTOSON 1963b). Nach übereinstimmender Auffassung reagiert das jeweilige Duftmolekül mit dem Rezeptor im Riechepithel unmittelbar.

Eine Reihe von Theorien hält die Adsorption der Duftmoleküle an der Oberfläche der Rezeptormembran für eine wichtige Funktion beim Erregungsvorgang. Die in dieser Hinsicht klassische Theorie wurde 1921 von ZWAARDEMAKER aufgestellt. Eine ähnliche Ansicht wurde von MONCRIEFF (1951, 1954, 1955, 1956, 1957) vertreten: Voraussetzung zur Aktivierung der Riechrezeptoren durch eine bestimmte Substanz sei eine Molekülkonfiguration, die sich zu gewissen Rezeptoren in der Membran komplementär verhält. Die Fähigkeit der Unterscheidung von Gerüchen sah er in einer selektiven Adsorption an verschiedenartige Rezeptoren, vergleichbar der Schlüssel-Schloß-Theorie in der Enzymologie.

Die verschiedenen neueren Theorien über spezifische Rezeptoren können in zwei Hauptgruppen eingeteilt werden. AMOORE (1952, 1964) und BEETS (1961) glauben, daß es verschiedene Arten von Matrizen-Rezeptoren von

bestimmter Form und manchmal mit spezifischen chemischen Kennzeichen gibt. Jedoch zieht diese Theorie den Erregungsvorgang selbst nicht in Betracht.

MULLINS (1955) und DAVIES (1962), Vertreter der zweiten Gruppe, stellen sich eine Lösung des Geruchstoffes in der Membran der Sinneszelle vor. Die gelösten Moleküle veranlassen nach DAVIES die Depolarisation der Sinnesnervenzellmembran (Generatorpotential), worauf die Fortleitung der Erregung entlang dem Neuriten folgt. Diese Auffassung ist jedoch schwer mit der Existenz von spezifischen Rezeptoren vereinbar, wenn man nicht besonders spezialisierte Stellen in der Membran für die Reaktion mit den Molekülen annimmt.

III. Unterscheidungsfähigkeit beim Riechen

Beim Gesichts- und Gehörsinn wurde gefunden, daß verschiedene Frequenzen und Intensitäten typische Reaktionen in den Rezeptorzellen und den zugehörigen Sinnesbahnen hervorrufen. Unsere Kenntnis über die Art der Verarbeitung von Riechsensationen ist jedoch schon durch die Tatsache begrenzt, daß über die physikalischen und chemischen Eigenschaften, die einer Substanz ihren charakteristischen Geruch verleihen, nur wenig bekannt ist. MONCRIEFF (1951) hat dieses Problem in einer ausführlichen Zusammenstellung behandelt, so daß hier auf die Erwähnung der früheren Arbeiten verzichtet wird.

Nach ADRIAN (1954, 1963) kommen drei Informationsklassen bei der Fähigkeit eines Sinnesorganes zur Unterscheidung verschiedener Geruchsqualitäten in Betracht. Diese leiten sich ab von der verschiedenen Spezialisierung der Rezeptoren und den unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Erregungsmustern. Die Hypothese von der Bedeutung räumlicher Faktoren stützte sich auf die Beobachtung, daß die Reizschwelle im vorderen Teil des Bulbus für vorwiegend wasserlösliche, im hinteren Teil für hauptsächlich fettlösliche Substanzen niedriger ist. Man erklärte diese Unterschiede durch das Zusammenwirken unterschiedlicher Verteilung der Geruchstoffe in der Nasenhöhle und unterschiedlicher Aufteilung der spezifischen Rezeptoren. Diese Verteilungsmuster werden jedoch auch durch die Zusammensetzung des Schleimfilms und die Stärke des Luftstroms beeinflusst. ADRIAN (1950b, 1956a) bewies, daß außer dieser räumlichen auch eine zeitliche Differenzierungsfähigkeit besteht. Beispielsweise zeigte die Reaktion auf Amylazetat einen schnellen Anstieg und Abfall der Erregung und eine kurze Latenzzeit, die Reaktion auf Pentan einen längeren Erregungsanstieg und -abfall und eine längere Latenzzeit. OTTOSON (1956) fand auch, daß die Abfallgeschwindigkeit im Elektro-Olfaktogramm (EOG) bei Reizung mit Amylazetat über Butanol zu Nelkenöl kleiner wird. Das Elektro-Olfaktogramm ist ein langsames negatives monophasisches, direkt am Riechepithel aufgenommenes Aktionspotential und wird von OTTOSON als analog dem „Generatorpotential“ anderer Sinnesorgane betrachtet (OTTOSON 1963a, b). Weitere Untersuchungen von MOZELL und PFAFFMAN (1954) und MOZELL (1958) über die Beziehungen Raum—Zeit

zeigten, daß die räumliche Differenzierung anterior-posterior des Bulbus relativ ist. So fanden sie z. B. in Untersuchungen mit den Duftstoffen Heptan und Amylacetat bei allen Tieren, daß das Verhältnis in der Reaktion auf Amylacetat: Heptan im vorderen Teil immer größer als im hinteren Teil war, obwohl Heptan alleine vorne nicht immer schwächere Reaktionen als hinten ergab. MOZELL (1958) zeigte weiter die Unabhängigkeit der räumlichen und zeitlichen Differenzierung in der Reaktion auf Amylacetat, Heptan, Äthyläther und Benzol von ihrer Konzentration. In neuesten Versuchen hat MOZELL (1964) gleichzeitig von zwei Riechnervenbündeln abgeleitet, von denen der eine den lateralen, der andere den medialen Teil des Riechepithels des Frosches versorgte. Durch Vergleich der relativen Wirksamkeit von vier Duftstoffen (Cital, Geraniol, d-Limonen und Oktan) in der Erregung dieser beiden Nervenbündel konnte er eine lateral-mediale Differenzierung in der Reaktion nachweisen.

Diese Untersuchungen scheinen darauf hinzuweisen, daß es eine zumindest grobe räumliche Differenzierung der Reaktion gibt. Die Versuchsergebnisse können eine regionale Gruppierung von Geruchsrezeptoren mit ähnlichen Eigenschaften widerspiegeln. Am wahrscheinlichsten ist eine Kombination dieser beiden Möglichkeiten, das heißt, daß sich vom Raum—Zeit-Muster der Erregung abgeleitete Signale mit Informationen verbinden können, die sich auf die Spezifität der Rezeptorreaktion begründen. ADRIAN (1963), der früher die Bedeutung des Aspektes Raum—Zeit sehr unterstrich, neigt heute mehr zur Betonung der Rezeptorenspezifität. Andere Autoren, wie MULLINS (1955) und TUCKER (1963a), haben auf Grund mehr theoretischer Überlegungen das Vorhandensein von mehr als einer Rezeptorenklasse abgeleitet. AMOORE (1952, 1964; AMOORE, RUBIN und JOHNSTON 1962) hat, wie oben erwähnt, die Größe und Gestalt eines Duftmoleküls zu seiner Geruchsqualität in Beziehung gesetzt und daraus die Existenz von sieben Hauptgeruchsklassen abgeleitet — ätherisch, kampferartig, moschusartig, blumig, minzartig, stechend und faulig — und hypothetische Rezeptoren mit komplementären Eigenschaften für jede dieser Geruchsqualitäten konstruiert (Abb. 4). Die letzten zwei dieser Grundgerüche scheinen überhaupt nicht von Molekülgröße und Form abhängig zu sein, sondern von der Ladung des Duftmoleküls. So wird der stechende Geruch durch stark elektronegative Moleküle und der faulige durch elektropositive Moleküle hervorgerufen. Die entsprechenden Rezeptoren besitzen entgegengesetzte elektrische Ladung, aber ohne eine klar bestimmbare Form.

Die Existenz von zwei verschiedenen vom Bulbus olfactorius ausgehenden Projektionssystemen (lateral der Tractus olfactorius, der in der Hirnrinde endet, und medial die Fasern der Commissura anterior, die zu subkortikalen Zentren ziehen, s. Abb. 1) legt sofort die Vermutung nahe, daß es verschiedene Stufen zentraler Erregung gibt: eine, die nur eine grobe Unterscheidung ermöglicht und mehr automatische, auf die tieferen Zentren beschränkte Reaktionen auslöst, und eine zweite, in der sich die feinere Diskrimination vollzieht und die z. B. mit der Wahrnehmung eines bestimmten Geruches verbunden ist (ALLISON 1953). In der Tat wird diese Annahme gestützt durch Ergebnisse im Tierversuch mit bedingten Reflexen. ALLEN (1937) fand, daß

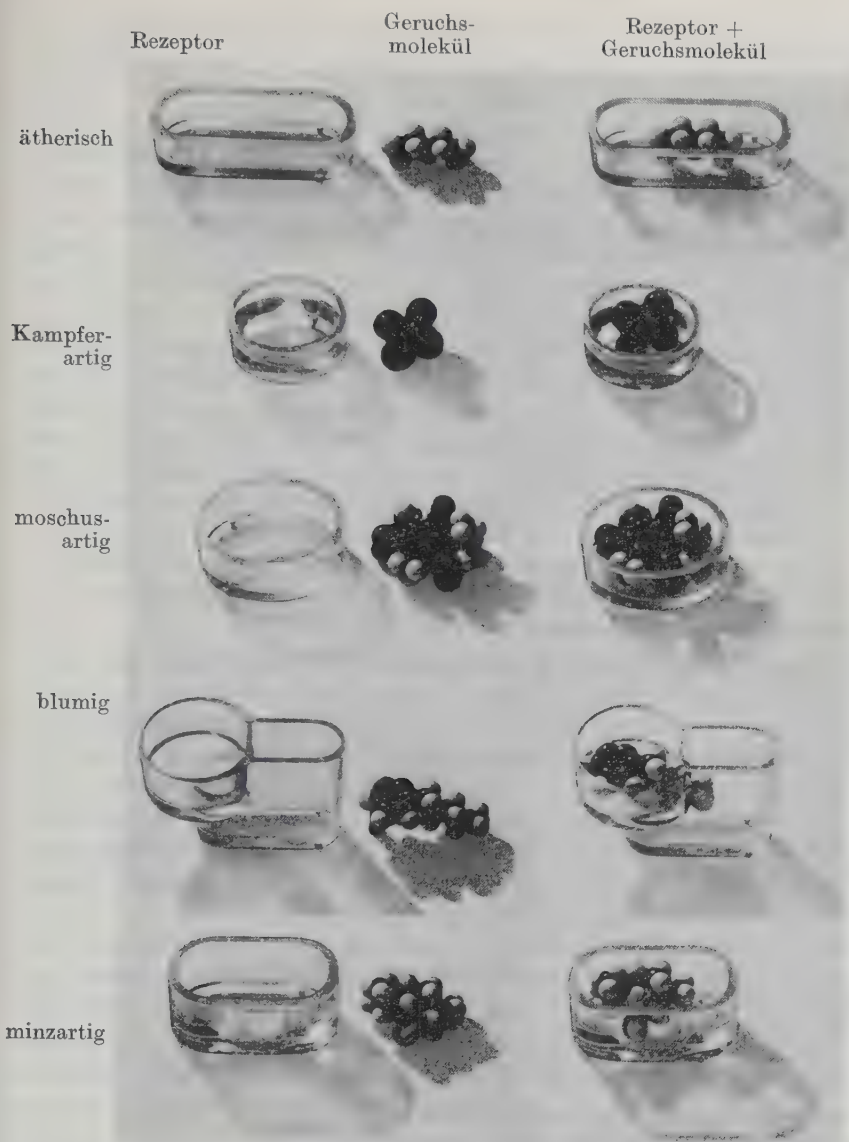


Abb. 4. Modell von fünf verschiedenen Geruchsrezeptoren mit den entsprechenden Duftmolekülen. Die dargestellten Verbindungen sind Diäthyläther, Hexachloräthan, 2,4,6-Trinitro-3,5-Dimethyl(tert.)-Butylbenzol, α -Amylpyridin und l-Menthol. (Nach AMOORE [1964]. Mit Erlaubnis des Autors und der New York Academy of Sciences)

einige Duftstoffe beim Hund bedingte Reflexe nur über die Riechnerven erzeugen können und zeigte später (1941), daß die bilaterale Abtragung der Areae piriformis und amygdaloidea diese bedingten Reflexe völlig auslöscht; seine Tiere konnten jedoch Pakete, die Fleisch enthielten, noch von ähnlich aussehenden, aber weniger „attraktiven“ Paketen unterscheiden. Weiter fand SWANN (1934, 1935), daß Ratten nach Durchtrennung des Tractus olfactorius

bei der Prüfung der bedingten Geruchsreflexe genau so reagierten wie bei Unversehrtheit der Vorderen Kommissur. BROWN und GHISELLI (1938) gelang es nicht, eine kortikale oder subkortikale Struktur aufzuzeigen, die für die Geruchsunterscheidung von Bedeutung wäre. Diese Autoren kamen zu dem Schluß, daß die der Unterscheidungsfähigkeit verschiedener Geruchsqualitäten zugrundeliegenden Mechanismen aus zwei oder mehreren gleichbedeutenden subkortikalen Komplexen bestehen müssen. Bei Ausschaltung einer dieser Komplexe übernehme der andere seine Funktion. ALLEN (1941) kritisierte diese Arbeit mit der Begründung, daß die von BROWN und GHISELLI verwendeten Duftstoffe auch den Nervus trigeminus reizten.

Aus diesen Experimenten kann geschlossen werden, daß eine einfache Art der Diskrimination von Gerüchen in subkortikalen Zentren möglich ist. Diese Schlußfolgerung findet eine weitere Unterstützung in den durch elektrische Reizung dieser Zentren hervorgerufenen Wirkungen: HESS und MÜLLER (1948) erhielten „Schnupperbewegungen“ durch Reizung des Kerngebietes der Stria terminalis, und RIOCH und BRENNER (1938) konnten eine Reihe von Reaktionen, die „dem Fressen und Riechen verwandt“ schienen, durch Reizung der medialen praeoptischen Region und dem Tuberculum olfactorium benachbarten basalen Anteile des Telenzephalons bei Katzen hervorrufen, deren Hirnrinde entfernt worden war.

Auch dem Bulbus olfactorius wurde ein Mechanismus für die Diskriminationsfähigkeit zugeschrieben. LE GROS CLARK (1956) nimmt an, daß die Fasern, die von Rezeptoren mit ähnlichen Wahrnehmungseigenschaften ausgehen, im Bulbus zu bestimmten Gruppen von Glomeruli geleitet werden. Der besondere Charakter der Glomeruli, die nur selten Zwischenverbindungen besitzen, wird dabei als anatomische Grundlage für die Trennung von Impulsen aus Rezeptoren verschiedenen Typs angesehen. Dadurch, daß eine Mitralzelle ihren Hauptdendriten nur zu einem Glomerulus sendet, wird der voneinander unabhängige Verlauf der Impulse weiterhin bewahrt.

Wie aus den obigen Überlegungen zu ersehen, ist unsere Kenntnis über den der Unterscheidung von Geruchsqualitäten zugrunde liegenden Mechanismus noch unvollständig. Ungeachtet der zahlreichen vorgeschlagenen zentralen Mechanismen, die sicher auch eine Rolle spielen, ist heute die am weitesten vertretene Ansicht, daß es Rezeptoren mit spezifischer Empfindungsfähigkeit gibt.

IV. Die Spezifität der Rezeptoren

Die Annahme spezifischer Rezeptoren ist in der Sinnesphysiologie nicht neu. Schon JOHANNES MÜLLER (1826) sagt in seiner Lehre von den spezifischen Nervenenergien, daß jede Art von peripherer Sinnesendung, wenn sie gereizt wird, die ihr eigene Art der Empfindung hervorruft. HELMHOLTZ (1863) erweiterte diese Theorie, um sie auch auf die verschiedenen zu einem Empfindungstyp gehörenden Qualitäten anwenden zu können, wie er es in seiner Resonanztheorie des Hörvorganges tat (nach dieser Theorie entspricht die Wahrnehmung unterschiedlicher Tonhöhen einer unterschiedlichen Lage der gereizten Endorgane in der Cochlea). YOUNG schrieb in seiner Theorie

über das Farbensehen (1802) die Wahrnehmung der drei Grundfarben verschiedenen Rezeptorgruppen zu. Auch die Existenz bestimmter Punkte auf der Haut für die Berührungs- oder Schmerzempfindung usw. deutet darauf hin, daß die verschiedenen Empfindungen der Haut von einer adäquaten Reizung spezifischer Endigungen abhängig sind. Beim Geschmackssinn scheint es für jeden Grundgeschmack einen funktionell bestimmten Rezeptortyp zu geben, wobei diese Typen nicht gleichmäßig über die Zungenschleimhaut verteilt sind. Beim Geruchssinn ist es jedoch nicht leicht zu verstehen, daß jede der ungeheuren Zahl von verschiedenen Geruchsstoffen durch einen spezifischen Typ eines Endorganes mit seiner Nervenfaser vermittelt wird. Jedoch läßt schon die Entwicklung spezifischer Rezeptoren bei anderen Sinnesorganen die Auffassung von mehreren funktionell bestimmten Rezeptorklassen beim Geruchsorgan glaubhaft erscheinen, wie oben schon für einige Theorien über die Diskrimination beim Riechen beschrieben wurde. Nichtsdestoweniger sind die experimentellen Beweise, die diese Auffassung bestätigen, bis heute noch recht ungenügend. Sie sollen im folgenden geschildert werden.

V. Experimentelle Beweise für die Existenz verschiedener Rezeptorenklassen

Die erste Frage in diesem Zusammenhang ist die nach den morphologischen Unterschieden der Sinneszellen, die die Fähigkeit der Unterscheidung verschiedener Geruchsarten mit sich bringt. Viele Histologen (z. B. KOLMER 1927) haben gezeigt, daß die Rezeptorzellen sich durch ihre Dendritenlänge, durch die Größe ihres Riechkegels und durch die Anzahl und Länge ihrer Haarfortsätze (HOPKINS 1926) unterscheiden. Auf Grund der Längenunterschiede der Dendriten hat DOGIEL (1886) eine Einteilung der Sinneszellen in Riechstäbchen und Riechzapfen vorgeschlagen. So lassen Beobachtungen der Reaktion der Rezeptoren auf eine Schädigung des Bulbus olfactorius vermuten, daß es zwei Kategorien von bipolaren Sinneszellen gibt (LE GROS CLARK 1951, 1956, LE GROS CLARK und WARWICK 1946). Unterschiedliche Rezeptortypen wurden auch von MORRILL (1898), VINNIKOV (1956), NEUHAUS (1955b) und KOLB und PISKER (1964) gefordert. NEUHAUS (1955b) gelang es sogar, durch intravitale Färbung mit Trypanblau wenigstens 16 verschiedene Sinneszellarten im Riechepithel des Hundes nachzuweisen. Andere Untersucher fanden diesen Polymorphismus nicht; DE LORENZO (1957, 1960) berichtet jedoch über Dichteunterschiede der Mitochondrien im Plasma dieser Zellen. Bis zur Aufdeckung der molekularen Struktur der Rezeptorzellmembran mit Hilfe elektronenmikroskopischer oder anderer Methoden bleibt die Annahme solcher morphologischer Merkmale mit funktioneller Bedeutung zweifelhaft. Diese Unsicherheit wird noch unterstrichen durch die Ergebnisse vergleichender Untersuchungen bei mehreren Tierarten, die gezeigt haben, daß nur ein sehr geringer Unterschied in der Struktur des Riechepithels bei Tieren mit gut entwickeltem Geruchssinn und solchen mit schlecht ausgebildetem Geruchssinn besteht (ALLISON 1953).

Wenn es wirklich Rezeptoren gibt, die sich in ihrer Ansprechbarkeit gegen-

über bestimmten Gerüchen unterschiedlich verhalten, dann könnte man — in Analogie zur Farbenblindheit — erwarten, Personen zu finden, bei denen eine oder mehrere Rezeptorklassen fehlen. Das Problem der Geruchsstörungen stellt sich jedoch nicht einfach in der Tatsache dar, daß manche Duftstoffe nicht bemerkt werden können (partielle Anosmie), so wie es bei den verschiedenen Arten der Farbenblindheit der Fall ist. Der Riechvorgang kann vielmehr nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ gestört sein — ganz allgemein als Hyposmie bezeichnet —, in dieser Hinsicht vergleichbar den graduellen Unterschieden der Taubheit beim Gehörsinn. Die partielle Anosmie äußert sich darin, daß manche Riechstoffe überhaupt nicht wahrgenommen werden, während andere — wenn auch manchmal in abgeschwächter Form — noch bemerkt werden können. Solche Beispiele sind seit langem in der Literatur bekannt. BLUMENBACH (zit. nach CLOQUET 1921, S. 132) schreibt über einen Fall, der den Resedageruch nicht wahrnehmen konnte, im übrigen jedoch ein ausgezeichnetes Geruchsvermögen besaß und CLOQUET (1821, S. 132) erwähnt eine Person, für die Vanille völlig geruchlos war. MACKENZIE (1884, S. 306) und REUTER (1893) sprachen von ähnlichen Fällen, bei denen ebenfalls alle Gerüche mit Ausnahme von Vanille bemerkt wurden. Über frühere Beispiele von partieller Anosmie wurde von ZWAARDEMAKER (1895), BEYER (1904), HENNING (1924) und anderen berichtet. Ein interessanter Fall über den Verlust des Geruchsvermögens im Gefolge einer Influenza, den der Autor an sich selbst beobachtet und sehr sorgfältig verfolgt hat, ist von HOFMANN (1918a, b, 1921) beschrieben worden: etwa ein Monat nach Krankheitsbeginn konnte der eigentliche „Geruch“ einer großen Zahl von Substanzen nicht mehr wahrgenommen werden. In den nächsten Wochen besserte sich das Geruchsvermögen rasch. Dies äußerte sich zunächst darin, daß der Geruch der Substanzen, die schon früher gerochen werden konnten, immer stärker empfunden wurde und dann ein Teil der Stoffe, für die das Riechempfinden zeitweise völlig gefehlt hatte, wieder schwach wahrgenommen werden konnte. Bemerkenswert war, daß eine Reihe von Substanzen einen Geruch aufwies, der, soweit der Erinnerung nach beurteilt werden konnte, gegenüber früher qualitativ verändert schien. Das Geruchsvermögen besserte sich allmählich über Jahre hinaus, einige Gerüche blieben jedoch gänzlich verloren, z. B. der Fäulnis-, Kot- und Bockgestank. Ein ähnliches Beispiel von zeitweiser Anosmie wurde von STEFANI (1924) beschrieben.

HOFMANN (1918) erwähnte noch einen zweiten Fall, bei dem infolge eines schweren fieberhaften Katarrhs der Geruchssinn ebenfalls vorübergehend vollkommen verloren ging. Im Laufe eines Jahres kehrte die Geruchswirkung verschiedener Stoffe, allerdings nur in abgeschwächtem Maße, wieder zurück. Auch dieser Fall ist durch die qualitative und quantitative Veränderung des Geruchsvermögens gekennzeichnet. Bei einem von SCHIRMER (1919) beschriebenen Fall wurde der Geruch des gleichen Stoffes am Riechepithel beider Seiten als durchaus verschieden empfunden. So roch Kartoffelsuppe mit dem rechten Nasenloch nach Erdbeeren, mit den linken nach chinesischem Tee! Die Wiederherstellung des Geruchsvermögens brauchte sich also rechts und links durchaus nicht in gleicher Weise zu vollziehen.

Aus solchen Erfahrungen bei Anosmien läßt sich erkennen, daß die Restitution in der Weise vor sich geht, daß zuerst bei allen Substanzen, die für den Normalen einen starken Geruch besitzen, hier nur ein schwacher Geruch bemerkbar ist. Weiter wird das Geruchsvermögen nicht für alle Substanzen gleichzeitig wiedererlangt. So zeigen solche Untersuchungen, daß die Ansprechbarkeit der Rezeptoren gegenüber verschiedenen Substanzen selektiv herabgesetzt und wiederhergestellt wird. Diese früheren Beobachtungen stimmen mit neueren Berichten über spezifische Anosmien gegenüber einer Anzahl von Duftstoffen überein (GUILLOT 1948a, b, 1953, 1956; PATTERSON und LAUDER 1948; und KIRK und STENHOUSE 1953). Leider sind die Berichte über diese Fälle zu ungenau, um weitere Schlußfolgerungen daraus ziehen zu können. Es wäre zu begrüßen, wenn solche Untersuchungen mit zuverlässigen und genauen Methoden der Olfaktometrie wiederholt und erweitert würden.

Die Annahme spezifischer Geruchsrezeptoren für bestimmte Duftstoffklassen führt auch zu der Theorie, daß eine Adaptation bei einem Duftstoff auch bei den anderen, zur gleichen Duftstoffklasse gehörenden Substanzen auftritt, während die Riechschwelle für anderen Klassen zugehörige Duftstoffe unbeeinflusst bleibt. Besonders viele Untersuchungen zur Bestätigung dieser Hypothese wurden um die Jahrhundertwende unternommen. ARONSOHN (1886) zum Beispiel ermüdete das Riechorgan durch längere Darbietung eines bestimmten Geruchsstoffes und konnte feststellen, daß mit Eintritt der Unempfindlichkeit für diese Substanz auch gewisse andere Gerüche nicht mehr oder nur noch schwach wahrgenommen werden konnten, während für eine weitere Reihe von Geruchsstoffen die Wahrnehmbarkeit nicht oder nur wenig geschädigt war. Das bedeutet, daß keine generelle Erschöpfung, sondern nur ein vorübergehender partieller Defekt vorlag. ZWAARDEMAKER (1895) benutzte diese Versuche, um seine auf anderem Wege abgeleitete Klassifikation der Gerüche zu stützen und um eine Hypothese über die „spezifischen Energien“ des Riechnerven aufzustellen.

ZWAARDEMAKER nimmt, sich teilweise an ältere Autoren (vor allem LINNÉ, 1756) anschließend, neun Geruchsklassen an (1895), denen neun verschiedene, für die Wahrnehmung dieser Geruchsarten spezifische Regionen der Riechschleimhaut entsprechen. Diese sind hintereinander in der Richtung des Atemstromes angeordnet. Da aber die Zahl der unterscheidbaren Gerüche wesentlich größer ist, besteht nach ZWAARDEMAKER innerhalb dieser „Energiezonen“ noch eine „skalenbildende Schattierung“ der Gerüche, d. h. skalenartig aufgereichte, zu einer Geruchsklasse gehörende Qualitäten, deren Aufnahmeorgane innerhalb der einzelnen Energiezonen senkrecht zur Richtung des Atemstromes angeordnet sind.

NAGEL (1897) bestätigte die von ARONSOHN durchgeführten Versuche. Er fand jedoch, daß die Anwendung dieser Methoden auf die Klassifikation von ZWAARDEMAKER die These, daß Riechstoffe eine Ermüdung nicht nur für sich selbst, sondern auch für andere, zur gleichen Geruchsklasse gehörenden Substanzen hervorrufen, nicht stützte. Bei Adaptationsversuchen mit Vanillin und Cumarin, die beide nach ZWAARDEMAKERS Einteilung zur gleichen Klasse und Unterklasse gehören, bemerkte er, nachdem er sich für Vanillin ermüdet

hatte, daß er bei Darbietung eines Gemisches der beiden Duftstoffe für Cumarin doch noch empfindlich war. So kam er zu dem Ergebnis, daß es zu seiner Zeit noch nicht möglich war, auf Grund solcher Versuche eine klare Einteilung der Gerüche vorzunehmen.

Auch in neuerer Zeit wurde versucht, von Adaptationsversuchen eine Klassifikation der Duftstoffe abzuleiten (LE MAGNEN 1948; CHEESMAN und MAYNE 1953; CHEESMAN und TOWNSEND 1956; MONCRIEFF 1956). MONCRIEFF bestätigte die Versuchsergebnisse von CHEESMAN und Mitarbeitern, die zeigten, daß die Ermüdung bei ähnlich riechenden Substanzen (homologe Adaptation) viel stärker ist als die bei unähnlichen Substanzen (heterologe Adaptation) und machte weiter die interessante Beobachtung, daß von einem Duftstoffpaar A und B die Adaption durch A die Schwellenkonzentration von B mehr beeinflussen kann als umgekehrt. Er interpretiert diese Beobachtung als Bestätigung seiner These, daß die Grundlage der qualitativen Unterscheidung der Geruchsstoffe durch ihre selektive Adsorption an den Rezeptoren gebildet wird.

Aus allen diesen Arbeiten konnte zwar keine klare Klassifikation abgeleitet werden, jedoch scheint durch sie die Annahme der Spezifität der Rezeptoren weitere Unterstützung zu erhalten, wie auch LE MAGNEN (1946—47, 1953) klar herausstellt.

Die gegenwärtige Auffassung von den Adaptationsvorgängen im Riechorgan scheint die Nützlichkeit dieser Methode zur Erklärung peripherer Unterscheidungsfähigkeit anzuzweifeln. Es gibt sogar aus früheren Untersuchungen wichtige Hinweise darauf, daß die Ermüdung beim Riechen kein rein peripheres, sondern hauptsächlich ein zentrales Geschehen ist. So zeigte ZWAARDEMAKER (1910), daß unilaterale Reizung bilaterale Ermüdung hervorrufen kann und folgerte daraus, daß die Erscheinung der Ermüdung als zentrales Schaltungsphänomen zu betrachten ist. ELSBERG (1935) unterstrich die von LUCIANI und SEPPILLI (1886) und von CAJAL (1911) erbrachten anatomischen Nachweise von Verbindungen der Riechzellen jeder Nasenseite mit dem Lobus olfactorius beider Hemisphären und schloß aus eigenen Untersuchungen, daß die Strukturen, die eine Ermüdung beim Riechen bewirken, „im Gehirn selbst, und zwar in den Teilen, die mit der Aufnahme und der Erinnerung von Geruchseindrücken zu tun haben“, liegen. ADRIAN (1950a) schloß aus Beobachtungen an leicht anaesthetisierten Kaninchen, daß der Bulbus olfactorius sich in einem andauernden Zustand elektrischer Aktivität befindet und daß die Geruchswahrnehmung durch elektrische Signale bewirkt wird, die von den Rezeptoren ausgehen und die elektrische Eigenaktivität des Bulbus stören. Er nimmt an, daß die fortschreitende Schwächung und das schließliche Verschwinden der Geruchsempfindung beim Menschen durch längere Reizeinwirkung der Tatsache zuzuschreiben ist, daß die Eigenaktivität des Bulbus langsam wieder aufgebaut wird und die Übermittlung der ankommenden Signale unterdrückt. Er konnte auch beim Kaninchen über einen Zeitraum von mehr als einer Stunde elektrische Entladungen an den Mitralzellen bei jeder Inspiration nachweisen. Diese Beobachtungen zeigen deutlich, daß, im Gegensatz zu der früheren Annahme, die Geruchsrezeptoren nicht

leicht zu ermüden sind. ADRIAN selbst räumt jedoch die Möglichkeit ein, daß diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf den Menschen anwendbar sind, da die Geruchsrezeptoren beim Menschen unter Umständen weniger „robust“, d. h. leichter ermüdbar sein könnten. OTTOSON (1956) unterstützte die Betrachtung der Adaptation als zentrale Erscheinung durch Ableitungen von den Rezeptoren der Riechschleimhaut des Frosches. Er zeigte, daß in kurzen Zeitabständen wiederholte Reizungen Reaktionen hervorriefen, die nach einem anfänglichen Abfall fast konstant auf einer Höhe blieben, unter der Voraussetzung, daß schwache Reize verwendet wurden. Starke Reizungen bewirkten einen ausgeprägten Abfall in der Reaktion. Eine umfassende Arbeit von STUVER (1958) über die verschiedenen den Adaptationsvorgang bestimmenden Faktoren liefert weitere Beweise dafür, daß das Phänomen der Ermüdung beim Riechen zentralen Ursprungs ist. So scheint es, daß Untersuchungen über gegenseitig induzierte Adaptation zur Klärung der peripheren Mechanismen der Diskrimination beim Geruch nicht besonders geeignet sind.

Einen anderen Zugang zur Analyse der peripheren Diskrimination bilden die Methoden der Elektrophysiologie. ADRIAN (1953a) war der erste, der mit ihrer Hilfe die Theorie spezifischer Rezeptorklassen stützen konnte. Er konnte bei Reizung mit unterschiedlichen Stoffen Aktionspotentiale von jeweils bestimmten Stellen des Bulbus ableiten, die bei nicht zu hohen Reizstärken nicht auf benachbarte Gebiete übergriffen. Auf diese Weise konnte er die Regionen für fünf oder sechs Gruppen von Duftstoffen, wie aromatische Verbindungen, Ester, Terpene, Öle, Kohlenwasserstoffe im Bulbus auffinden und er nimmt an, daß ihnen verschiedene Gruppen von Rezeptoren in der Peripherie entsprechen (ADRIAN 1959). Weitere diese Theorie stützende elektrophysiologische Untersuchungen wurden — wie oben berichtet — von OTTOSON (1956) über die selektive Ermüdung beim Riechorgan des Frosches durchgeführt.

Die Registrierung von Aktionspotentialen an einzelnen Sinneszellen, die GESTELAND u. a. (1963) beim Riechepithel des Frosches vornahmen, zeigen einen begrenzten Spezifitätsgrad der Rezeptoren. Bei Versuchen mit 26 Duftstoffen fanden sie, daß 25 bis 50% aller Sinnesnervenzellen, von denen abgeleitet wurde, auf einen Reiz, gleich mit welchem Geruchsstoff, antworteten. Andererseits reagierte jede Zelle in etwas unterschiedlicher Weise. Zum Beispiel wurde in einem Versuch von drei Zellen abgeleitet: bei Testen mit Geraniol, Äthylbutyrat und Amylalkohol reagierte eine Zelle auf alle drei Duftstoffe, die zweite nur auf Geraniol und die dritte war mit Äthylbutyrat und Amylalkohol leicht erregbar. Mit Hilfe solcher Ableitungen konnten sie eine Einteilung der Rezeptoren in sieben Gruppen nach den Duftstoffen, für die sie am empfindlichsten waren, treffen. Häufig kamen Überschneidungen zwischen diesen Klassen vor. Da weiterhin jedes Präparat nur eine oder höchstens zwei Stunden lang verwendet werden konnte, ist aus diesen Untersuchungen nicht mit absoluter Sicherheit zu entnehmen, daß die unterschiedliche Empfindlichkeit, die die Rezeptorzellen zeigten, eine konstante und ihnen eigentümliche Eigenschaft darstellt. Wie MOULTON und TUCKER (1964) feststellten, könnte eine Veränderung im Zutritt des Duftstoffes zum Rezeptor, verursacht durch den Druck der Mikroelektrode, für diese Ergebnisse verantwortlich sein. Je-

denfalls besteht die Möglichkeit, daß es noch eine Anzahl anderer Rezeptorklassen gibt. Neueste Untersuchungen von SCHNEIDER, LACHER und KAISSLING (1964), in denen extrazelluläre Impulse einzelner olfaktorischer Sinnesnervenzellen von der Antenne eines Seidenspinners registriert wurden, zeigten weiterhin, daß verschiedene Rezeptorzellen auf denselben Duftstoff verschiedenartig reagieren können. Ein Rezeptortyp hat augenscheinlich ein breites Spektrum verschiedener Duftstoffe, für die er empfindlich ist. Innerhalb jeden Rezeptortyps bestehen eindeutige Unterschiede in dem durch verschiedene Verbindungen hervorgerufenen Erregungsmuster. Sicher bergen die von GESTELAND und Mitarbeitern und die von SCHNEIDER und Mitarbeitern entwickelten Methoden viele Möglichkeiten zur Analyse der chemischen Empfindlichkeit einzelner Riechrezeptoren in sich. Jedoch wäre eine genaue quantitative Kontrolle der Duftreize bei solchen elektrophysiologischen Versuchen erwünschenswert, um die unter physiologischen Bedingungen vorkommenden Verhältnisse besser reproduzieren und eventuelle methodisch bedingte Effekte ausschließen zu können.

Die Analyse der peripheren Diskrimination hat durch die Arbeiten von NEUHAUS (1956) über die Beziehung von Schwellenwerten für Duftgemische zu den unterschwelligen Werten der entsprechenden einzelnen Duftstoffe eine entscheidende Anregung erhalten. NEUHAUS schloß, daß die Schwelle für ein Gemisch aus qualitativ und chemisch ähnlichen Duftstoffen niedriger sein mußte als der Summe der einzelnen Schwellenwerte entspräche, wenn diese Komponenten — wenigstens teilweise — die gleichen Rezeptoren reizten. In Versuchen mit einem Foxterrier konnte er zeigen, daß 1. die Schwelle für ein Gemisch aus homologen aliphatischen Fettsäuren weit unter der Summe der einzelnen Schwellenwerte liegt, 2. die Schwelle für ein Gemisch aus einer Fettsäure und einer anderen, chemisch und qualitativ völlig verschiedenen Verbindung etwa der Summe der Einzelschwellen entspricht und 3. die Schwelle für ein Gemisch aus einer aliphatischen Säure und einem aliphatischen Ester eine Mittelstellung einnimmt, indem die Summe der Einzelschwellen nicht erreicht wird, die Schwelle jedoch etwas höher als bei der Kombination von Fettsäuren liegt. Aus diesen Ergebnissen ist zu schließen, daß beim Hund ähnliche Duftstoffe teilweise äquivalente Riechrezeptoren, während unähnliche Duftstoffe teilweise inäquivalente Riechrezeptoren erregen. An diese Untersuchungen anknüpfend, sollen in der vorliegenden Arbeit eine Reihe von Experimenten dargestellt werden, in denen geprüft wird, ob diese Verhältnisse auch für den Riechvorgang beim Menschen Gültigkeit besitzen. Bevor jedoch zur Schwellenbestimmung von Duftgemischen übergegangen werden kann, ist es notwendig, die Bestimmung der Riechschwellenwerte für die einzelnen Duftstoffe vorzunehmen und die hiermit verbundenen Probleme zu erörtern.

VI. Schwellenbestimmung einzelner Duftstoffe

Wie bei den anderen Sinnesorganen haben sich beim Geruchssinn eine Reihe von Untersuchern die Aufgabe gestellt, die Grenzen seiner Wahrnehmungsfähigkeit zu ermitteln. Nach v. KRIES (1923) sind bei der Bestimmung

von Schwellenwerten zwei Möglichkeiten zu unterscheiden: bei der Ermittlung von sog. einfachen Schwellen wird die geringste Reizstärke aufgesucht, die eben bemerkt werden kann. Von Unterschiedsschwellen spricht man, wenn die Differenz der Intensität zweier Reize gemessen wird, die gerade noch eine subjektive Unterscheidung ermöglicht.

Eine weitere Differenzierungsmöglichkeit bei der Bestimmung von Geruchsschwellen bietet die Unterscheidung von Wahrnehmungsschwelle und Erkennungsschwelle. Die Wahrnehmungsschwelle (v. SKRAMLIK 1926, HENNING 1924 u. a.), auch minimum perceptibile genannt und von v. KRIES als generelle Schwelle bezeichnet, wird ermittelt, indem der Reiz allmählich soweit verstärkt wird, daß gerade eine Geruchsempfindung auftritt. Erst bei weiterer Verstärkung des Reizes kann eine Aussage über die Art des riechenden Stoffes gemacht werden. Dieser neue Schwellenwert bildet die Erkennungsschwelle (HENNING 1924 u. a.) oder spezifische Schwelle (v. KRIES 1923). Die Erkennungsschwelle spielt gerade bei den Stoffen eine außerordentlich große Rolle, die nach v. SKRAMLIK als gewöhnliche Riechstoffe bezeichnet werden, das sind Stoffe, die vielfach nicht allein auf den Geruchssinn, sondern auch auf die ihm benachbarten Sinneswerkzeuge — Geschmacks-, Druck-, Kälte- und Schmerzempfindung (Trigeminusreiz) — einwirken.

Die Ermittlung der Schwellenwerte stößt auch beim Geruchssinn auf erhebliche Schwierigkeiten, die zum Teil in der anzuwendenden Methodik, zum Teil aber auch im physiologischen Mechanismus des Riechvorganges begründet sind. Die große Anzahl und Mannigfaltigkeit der Methoden zur Bestimmung der Riechschwellen ist deshalb nicht verwunderlich. Ausführliche Zusammenstellungen sind bei ZWAARDEMAKER (1895), HENNING (1924), v. SKRAMLIK (1926) und WENZEL (1948) zu finden.

1. Apparatur

Die verschiedenen Arten von Apparaturen, die in den letzten 40 Jahren zur Riechschwellenbestimmung entwickelt worden sind, stellen Versuche dar, Fehler, die den früheren Olfaktometern anhaften, zu korrigieren oder zu vermeiden. Bei einigen Apparaten konnte die Anzahl der Moleküle eines Duftstoffes als Ausdruck der chemischen Intensität des Reizes benutzt werden. Die wesentlichen an einen solchen Apparat zu stellenden Grundforderungen sind:

- a) die Möglichkeit, eine meßbare und konstante Konzentration eines Duftstoffes zu liefern,
- b) eine große Empfindlichkeit der Apparatur,
- c) die Darbietung des Reizes unter möglichst natürlichen Bedingungen,
- d) die Geruchlosigkeit der den Duftstoff enthaltenden Luft,
- e) die Geruchlosigkeit und bequeme Reinigungsmöglichkeit der Materialien, aus denen die Apparatur hergestellt ist,
- f) die Möglichkeit, die Stärke eines Reizes rasch zu ändern und
- g) eine Einrichtung zur Messung und Abstufung des Druckes bzw. der Geschwindigkeit des Duftstromes.

Das für die im folgenden beschriebenen Untersuchungen verwendete Olfaktometer (NEUHAUS 1956a) verwirklicht diese Forderungen auf eine möglichst einfache und billige Weise. Überdies erlaubt es die Mischung der verschiedensten einzelnen Duftstoffe entsprechend der Bedingungen für die Verwendung der reinen Duftstoffe allein. Das Prinzip dieses Olfaktometers wurde schon 1953 von NEUHAUS mitgeteilt und seitdem auch von anderen Autoren übernommen (SCHWARZ 1956, GRUCH 1957, DOSTAL 1958). Eine gewisse Ähnlichkeit mit diesem Apparat kann man in den von STUIVER (1958), BATTISTON (1961), OUGH und STONE (1961) und in den von GUNDLACH und KENWAY (1939) benutzten Olfaktometern erblicken. Bei letzterem ist jedoch eine rasche Konzentrationsänderung des Duftstoffes nicht möglich. Dies ist ein besonderer Vorteil des Strömungsolfaktometers nach NEUHAUS bei den hier beschriebenen Untersuchungen.

Das Prinzip dieses Olfaktometers: von einer Kapillare dampft der Duftstoff in die durch ein Glasrohr vorbeiströmende gereinigte Luft ab. Das Luft-Duft-Gemisch erreicht die Versuchsperson nach Durchfluß einer langen Glasröhre an deren offenem Ende. Zu Vergleichszwecken strömt reine Luft aus einer zweiten Röhre.

Die verschiedenen Teile und die Verwendung dieser Apparatur können aus der schematischen Darstellung in Abb. 5 ersehen werden. Ein Luftstrom von einer Stärke bis etwa 4 Liter pro Sekunde wird von einer elektrischen Turbine (T), deren Leistung durch einen Regeltransformator (RT) geändert werden kann, erzeugt. Die Konstanz der Förderleistung dieser Turbine ist durch einen magnetischen Spannungsgleichhalter (Sp), der eine Primärspannung von 220 Volt aufrechterhält, gewährleistet. Bevor sich der Luftstrom dann in fünf durch Glasröhren geleitete Teilströme verzweigt, fließt er zur Reinigung von eventuellen Duftresten durch ein mit Aktivkohle gefülltes Absorptionsgefäß (AG) von 5 Litern Inhalt. Teilstrom 1 fließt über einen Regelhahn durch ein Rotameter (R_1) mit einem Meßbereich bis $1000 \text{ cm}^3/\text{sec}$, dann zu einem Mikroskop, wo eine Glaskapillare mit einem Korkstopfen in einem konischen Seitenstutzen des Glasrohres befestigt ist und in den Strom hineinragt. Von der freien Oberfläche des Kapillarenlumens dampft der sich in der Kapillare befindende reine, flüssige Duftstoff 1 in den Luftstrom ab. In der etwa 9 cm langen, zugespitzten Kapillare ($20-200 \mu$ Lichtungsdurchmesser) steht die Duftstoffsäule ungefähr 5 cm hoch. Mittels Mikroskop mit Meßokular und Stoppuhr wird das Absinken des oberen Meniskus gemessen. Vom Mikroskop fließt der Luftstrom in einen Mischkessel (M_1), in dem durch Verwirbelung ein gleichmäßiges Luft-Duft-Gemisch hergestellt wird. Danach wird der größte Teil des Gemisches über einen Hahn in ein Abflußrohr, das durch eine Öffnung im Glasdach des Versuchsraumes ins Freie führt, abgeleitet. Ein kleiner Zweig strömt zu einem Rotameter (R_4) mit dem Meßbereich $0,14$ bis $4,2 \text{ cm}^3/\text{sec}$. Ein zweites Luft-Duft-Gemisch kann durch ein dem oben beschriebenen paralleles System mit den Rotametern R_2 und R_3 , Kapillare, Mikroskop und Mischkessel erzeugt werden. Die beiden Duftströme können am Hahn H_5 vereinigt oder getrennt weitergeführt werden. Eine weitere Verdünnung des Duftstromes bzw. der Duftströme kann in zwei Stufen (H_8 und

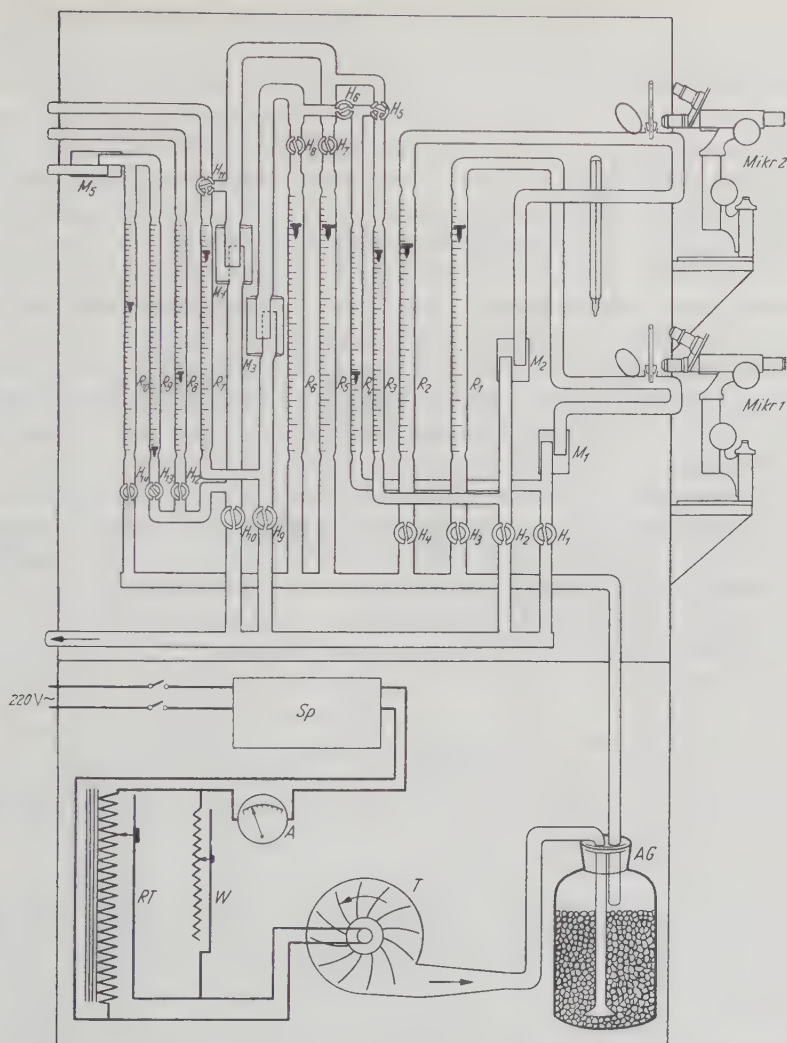


Abb. 5. Strömungsolfaktorimeter nach NEUHAUS. A = Amperemeter; AG = Absorptionsgefäß; $H_1, H_2, \dots, H_{14}$ = Regulierhähne; $M_1, M_2, \dots, M_5$ = Mischkessel; $Mikr$ = Mikroskop; $R_1, R_2, \dots, R_{10}$ = Rotameter; RT = Regeltransformator; Sp = Spannungsgleichhalter; T = Turbine; W = Widerstand (s. Text). [Nach NEUHAUS (1956a)]

H_{11}) erfolgen: nach Durchtritt durch den Hahn H_6 werden sie mit einem Teilstrom reiner Luft vereinigt, der das Rotameter R_6 (Meßbereich bis 1 Liter/sec) durchfließt und mit Hahn H_8 geregelt wird. Der in dieser Stufe stark verdünnte Luft-Duft-Strom fließt hinter dem Mischkessel M_3 über Hahn H_9 zum größten Teil ins Freie ab. Ein kleiner Teil wird über Rotameter R_7 (Meßbereich 0,6–10 cm³/sec) und Hahn H_{11} mit einem weiteren Teilstrom reiner Luft vereinigt, der über Rotameter R_5 (Meßbereich 1 Liter/sec) und H_7 fließt. Auch hier wird der größte Teil des Gemisches – hinter Mischkessel M_4 über

Hahn H_{10} — nach außen abgeleitet. Der restliche Teil wird über Rotameter R_8 (Meßbereich 1—10 cm³/sec) in eine Glasröhre geführt, die den Prüfduft zur Nase leitet. Um bei dieser Anordnung den dem Menschen gewohnten Riechvorgang zu erleichtern, wurden zu Beginn der vorliegenden Untersuchungen sowohl am freien Ende der den Prüfduft enthaltenden Glasröhre als auch an dem der Vergleichsröhre mit reiner Luft Glastrichter angebracht. Es zeigte sich aber bald, daß infolge der größeren Glasoberfläche vom Gesicht der Versuchsperson selbst ausgehende Gerüche adsorbiert wurden und den Versuch störend beeinflussten. Die Trichter wurden deshalb wieder entfernt und die Versuchsperson angehalten, am freien Ende der Glasröhren möglichst nah, jedoch ohne sie zu berühren, zu riechen.

Alle Teile der Apparatur sind aus Glas gefertigt, das nur in geringem Maße Duft adsorbiert. Nach kurzer Zeit hat sich für die jeweilige Schaltung und die eingestellte Stärke der Teilströme ein Gleichgewicht eingestellt, so daß dann die gemessenen Werte den tatsächlichen Konzentrationen entsprechen.

Die Konzentration des Duftstoffes, ausgedrückt durch die Menge der in einer Sekunde verdampften Duftmoleküle bezogen auf die in der gleichen Zeit durch das System strömende Luft, erhält man aus der Dichte, dem Molekulargewicht, dem verdampften Volumen und der Verdampfungszeit des Duftstoffes und dem Druck des Luftstromes.

Für Duftstoff 1, der durch die Rotameter R_1 , R_4 , R_6 und R_7 strömte, gilt die folgende Formel:

$$N/\text{cm}^3 \text{ Luft} = \frac{r^2 \cdot \pi \cdot h \cdot D \cdot L \cdot V_{R_4} \cdot V_{R_7}}{t \cdot Mg \cdot V_{R_1} \cdot (V_{R_2} + V_{R_4} + V_{R_6}) \cdot (V_{R_5} + V_{R_7})}.$$

Für Duftstoff 2, der durch die Rotameter R_2 , R_3 , R_6 und R_7 strömte, gilt:

$$N/\text{cm}^3 \text{ Luft} = \frac{r^2 \cdot \pi \cdot h \cdot D \cdot L \cdot V_{R_3} \cdot V_{R_7}}{t \cdot Mg \cdot V_{R_2} \cdot (V_{R_2} + V_{R_4} + V_{R_6}) \cdot (V_{R_5} + V_{R_7})}.$$

Hierbei ist: N = Anzahl der Moleküle, r = Radius der Kapillare, h = Höhe der verdampften Duftstoffsäule, D = Dichte des Duftstoffes, t = Zeit der Messung in Sekunden, L = LOSCHMIDTSche Zahl, Mg = Molekulargewicht des Duftstoffes, V_{R_1} = durch Rotameter R_1 je Sekunde strömende Luftmenge, V_{R_2} bis V_{R_7} entsprechen V_{R_1} .

Die Berechnung der Duftstoffkonzentration ist wesentlich einfacher durchzuführen als es nach dieser Formel erscheinen mag, da nur jeweils die an einigen Rotametern abgelesenen Werte eingesetzt werden müssen und alle anderen Bedingungen gleich bleiben.

2. Durchführung der Versuche

Bei den Versuchspersonen, zwei Frauen (HG, FK) und einem Mann (HMY) im Alter von 25 bis 35 Jahren konnten keine Geruchsstörungen oder sonstige Befunde des oberen Respirationstraktes in der Vorgeschichte festgestellt werden. Wenn eine Versuchsperson an einem vorübergehenden körperlichen Unwohlsein litt, wie z. B. Kopfschmerzen oder Erkältung, wurden die Versuche bis zu ihrer vollständigen Genesung unterbrochen. Überdies dürften die Vpp

keine stark duftenden Kosmetika, Parfums oder Seifen verwenden, keine Speisen oder Getränke mit kräftigem Geruch oder Geschmack zu sich nehmen und mußten mindestens zwei Stunden vor Versuchsbeginn das Rauchen einstellen.

Bevor die Vpp verlässliche Entscheidungen darüber treffen konnten, ob geringe Mengen eines Duftstoffes in einer der beiden Glasröhrchen vorhanden waren oder nicht, war eine verhältnismäßig lange Einübungszeit nötig. Im Gegensatz zu der leichten Bemerkung von Gerüchen, die in einer weit über den Schwellenwerten liegenden Konzentration dargeboten werden, verlangt die Feststellung von Reizen um die Wahrnehmungsschwelle ein beträchtliches Maß an Konzentration und Übung. Wegen der mit der Bestimmung der Schwellenwerte für die Vp verbundenen Anstrengung wurde im allgemeinen täglich nur eine Versuchsreihe durchgeführt, in einer Sitzung, die zwei Stunden nicht überschreiten sollte. Im Durchschnitt wurden mehrere Wochen benötigt, bis gleichbleibende zuverlässige Ergebnisse für einen Duftstoff erhalten werden konnten.

Die Versuche wurden wie folgt durchgeführt: nachdem das Olfaktometer auf eine bestimmte Duftstoff-Konzentration eingestellt worden war, mußte die Vp, die außerhalb des Versuchsraumes, im Freien, gewartet hatte, direkt an das freie Ende der beiden vom Olfaktometer ausgehenden Glasröhrchen herankommen. Die Vp sollte dann an einer der Glasröhrchen zweimal kurz „schnüffeln“, darauf am zweiten Rohr, um dann sofort wieder zum ersten Rohr zurückzukommen. Dann mußte die Entscheidung getroffen werden, welche Glasröhre den Duftstoff enthielt oder ob kein Unterschied in der aus beiden Glasröhrchen ausströmenden Luft festzustellen war (+ / -). Im letzten Fall war eine Wiederholung des Versuchs — mit der gleichen Duftstoffkonzentration — erst nach einem mehrminütigen Aufenthalt der Vp außerhalb des Versuchsraumes erlaubt. Eine solche Riechmethode schien den natürlichen Verhältnissen besser zu entsprechen als die verschiedenen bisher angewandten Techniken. JONES (1955) fand, daß die „sniffing method“ im Vergleich zur „blast-injection method“ nach ELSBERG und LEVY (1935) zuverlässigere und mehr gleichbleibende Resultate liefert.

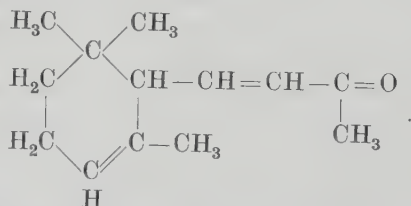
Bei der Auswertung der Reaktion der Vp mußte die Möglichkeit des Ratens auf ein Minimum reduziert werden. Dies ist gerade dann von besonderer Wichtigkeit, wenn mit schwelennahen Konzentrationen gearbeitet wird, da definitionsgemäß bei der Ermittlung der Wahrnehmungsschwelle 50% der Antworten negativ ausfallen müssen. Um also die Gefahr des Ratens weitestgehend auszuschalten, veränderte der Versuchsleiter ohne Wissen der Vp mehrmals die Lage der beiden Glasröhrchen.

Vom methodischen Standpunkt aus ist es schließlich noch von Wichtigkeit, ob die Darbietung von Geruchsreizen in steigender oder in fallender Konzentration die Schwellenwerte beeinflussen kann. In Untersuchungen über diese Fragen fanden PANGBORN, BERG, ROESSLER und WEBB (1964), daß die niedrigsten Schwellenwerte bei steigenden, die höchsten bei fallenden Konzentrationen erreicht wurden. Bei den vorliegenden Versuchen wurden die Reize nach Möglichkeit in steigender Konzentration geboten. Bei Darbietung der

Duftstoffe in fallender Konzentration wurde die Schwelle jedoch gewöhnlich viel schneller erreicht, da man sich ihr so von einer positiven Antwort ausgehend näherte und damit weniger Zeit zu Wiederholungen mit bestimmten Konzentrationen verbrauchte. Wahrscheinlich ist die Aufmerksamkeit der V_p bei der Methode mit steigenden Duftmengen größer als wenn bereits ein Geruch wahrgenommen wurde und dann die Reizstärke ständig abfällt. Vielleicht ist darin auch ein Grund für die bei diesem Verfahren gefundenen niedrigeren Schwellenwerte zu sehen. Natürlich können bei der Methode mit fallenden Duftstoff-Konzentrationen — wenn man also mit überschwelligen Reizen beginnt — auch Adaptationseffekte eine größere Rolle spielen.

Bei dieser Arbeit interessierte vor allem die genaue Molekülmengenbestimmung an der Schwelle, weshalb die Versuche nur mit synthetischen Riechstoffen bekannter chemischer Konstitution ausgeführt wurden. Es wurden verwendet:

1. Propionsäure, $\text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—COOH}$,
2. n-Buttersäure, $\text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$,
3. Äthylcaprinat, $\text{CH}_3\text{—(CH}_2)_8\text{—COO—C}_2\text{H}_5$,
4. Äthylundecylat, $\text{CH}_3\text{—(CH}_2)_9\text{—COO—C}_2\text{H}_5$,
5. α -Ionen,



Wir bezogen diese Substanzen nur in ihrer reinsten (puriss.) handelsüblichen Form. Es wurden die Dichteangaben der Herstellerfirmen verwendet, so daß man sicher sein konnte, für die jeweiligen Duftstoffe auch das ihnen zukommende spezifische Gewicht in die Berechnungen eingesetzt zu haben.

3. Ergebnisse

Insgesamt wurden über 2500 Versuche zur Ermittlung der Schwellenwerte für die obengenannten Duftstoffe durchgeführt. Die Auswertung der Versuche erfolgte nach dem Grundsatz, daß derjenige Wert als Schwelle anzusehen ist, der in jeder Versuchsreihe als unterste Grenze festgestellt wurde. Man betrachtet als unterste Grenze der Wahrnehmung diejenige Konzentration, bei der die Antwort der Versuchsperson in etwa 50% der Fälle positiv ausfällt.

In Abb. 6 ist ein Protokollauszug als Beispiel für die Versuche mit Propionsäure dargestellt. Die Versuchsreihe wurde mit einer Duftstoffkonzentration von $1,1 \cdot 10^{11}$ Molekülen pro cm^3 Luft begonnen, die dann langsam verringert wurde, bis die V_p zum ersten Mal keinen Geruch mehr wahrnehmen konnte (Nr. 4), hier bei einer Konzentration von $3,6 \cdot 10^{10}$ Molekülen. Bei dieser Konzentration konnte die V_p in drei von sechs Fällen (Nr. 4, 6, 9, 10, 14 und 16) eine positive Antwort geben. Unterhalb dieser Schwelle, bei $3,2 \cdot 10^{10}$, wurde

kein Duft wahrgenommen, obwohl aus der Unsicherheit der Versuchsperson angenommen werden kann, daß es sich hier um eine schwelennahe Konzentration handelt. Diese Ergebnisse legen die Bezeichnung Schwellenbereich an Stelle von Schwellenkonzentration nahe; denn es ist zweifelhaft, ob während

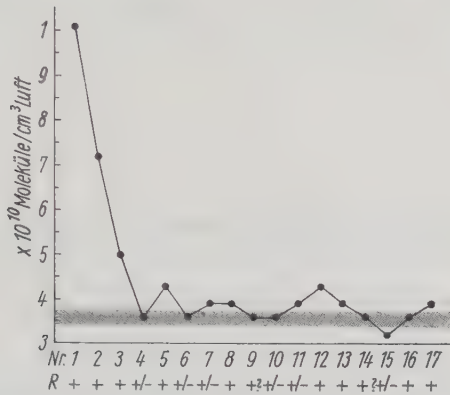


Abb. 6. Protokollauszug der Riechschwellenbestimmung für Propionsäure (Vp: HMV). Ordinate-Konzentration; Abszisse-Protokoll-Nr. und Reaktion (R); „+“: positive Reaktion im richtigen Röhrensystem; „—“: positive Reaktion im falschen Röhrensystem; „+/-“: kein Unterschied zwischen den Röhrensystemen feststellbar. Schwellenbereich schattiert (s. Text)

eines Versuches die Schwelle für die Vp so konstant bleibt, daß eine klare Unterscheidung in der Reaktion wenig über und unter dieser Konzentration möglich ist. Bei diesen Versuchen mit Propionsäure ist es, obwohl die Konzentration von $3,6 \cdot 10^{10}$ der Definition des Schwellenwertes entspricht, vielleicht besser, die Schwelle in einem Bereich zwischen $3,4 \cdot 10^{10}$ und $3,7 \cdot 10^{10}$ anzugeben. Bei Berücksichtigung aller Versuche mit Propionsäure liegt der

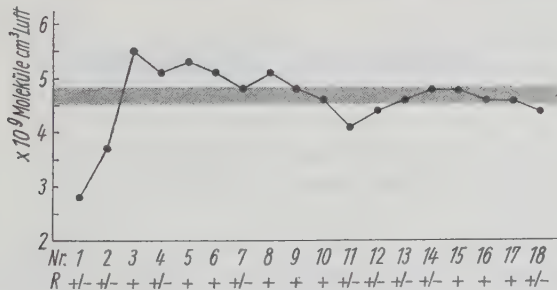


Abb. 7. Protokollauszug der Riechschwellenbestimmung für n-Buttersäure (Vp: FK) Bezeichnungen wie in Abb. 6

Schwellenwert zwischen $2,2 \cdot 10^{10}$ und $3,2 \cdot 10^{11}$. Wenn man in Betracht zieht, daß diese Messungen über mehrere Monate unter relativ verschiedenen Bedingungen mit drei Vpp vorgenommen wurden, kann dieser Bereich als verhältnismäßig eng bezeichnet werden.

Abb. 7 zeigt einen Protokollauszug für die Versuche mit Buttersäure. Hier wurde die Reihe der Darbietung des Duftstoffes mit weit unterschwelligen Reizen begonnen ($2,8 \cdot 10^9$ Moleküle) und dann schnell bis zu der überschwelligen Konzentration von $5,5 \cdot 10^9$ (Nr. 3) hinaufgegangen. Nun wurde die Konzentration langsam wieder soweit verringert, bis eine gewisse Unsicherheit der Vp in der Entscheidung für eine positive oder negative Antwort bei

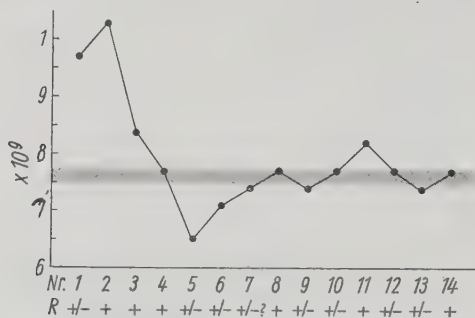


Abb. 8. Protokollauszug der Riechschwellenbestimmung für Äthylcaprinat (Vp : HG).
Bezeichnungen wie in Abb. 6

$4,8 \cdot 10^9$ (Nr. 7, 9, 14 und 15) auftrat. Bei einer Konzentration von $4,6 \cdot 10^9$ reagierte die Vp in drei von vier Fällen (Nr. 10, 13, 16 und 17) positiv, während bei einer Konzentration von $4,4 \cdot 10^9$ (Nr. 18) kein Geruch bemerkt werden konnte, so daß man den Schwellenbereich für Buttersäure in dieser Versuchsreihe auf $4,5 \cdot 10^9$ bis $4,8 \cdot 10^9$ festsetzen kann. Der Gesamtbereich für alle mit Buttersäure durchgeführten Versuche liegt jedoch zwischen $2,0 \cdot 10^9$ und $5,4 \cdot 10^{10}$.

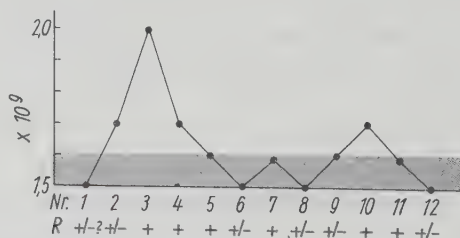


Abb. 9. Protokollauszug der Riechschwellenbestimmung für Äthylundecylat (Vp : HG).
Bezeichnung wie in Abb. 6

Ein Beispiel für die Versuche mit Äthylcaprinat ist in Abb. 8 dargestellt. Hier wurde die Konzentration schnell vermindert, bis bei $6,5 \cdot 10^9$ (Nr. 5) kein Duft mehr wahrgenommen werden konnte. Nach Erhöhung des Reizes wurde die Vp zum ersten Mal unsicher bei $7,4 \cdot 10^9$ (Nr. 7) und reagierte sicher positiv bei $7,7 \cdot 10^9$ (Nr. 8). Bei dieser Konzentration waren zwei von vier Versuchen (Nr. 8, 10, 12 und 14) positiv, während $7,4 \cdot 10^9$ unterschwellig blieb (Nr. 7, 9 und 13). Daraus ergibt sich ein Schwellenbereich für Äthylcaprinat von $7,5 \cdot 10^9$ bis $7,7 \cdot 10^9$. Bezogen auf alle mit Äthylcaprinat durchgeführten Versuche verbreiterte sich dieser Bereich auf $4,0 \cdot 10^9$ bis $9,7 \cdot 10^9$.

Abb. 9 stellt eine Versuchsreihe mit Äthylundecylat dar. Bereits bei der ersten Darbietung von $1,5 \cdot 10^9$ Molekülen konnte die Vp keine sichere Entscheidung treffen. Aus den in der Kurve aufgezeichneten Werten kann der

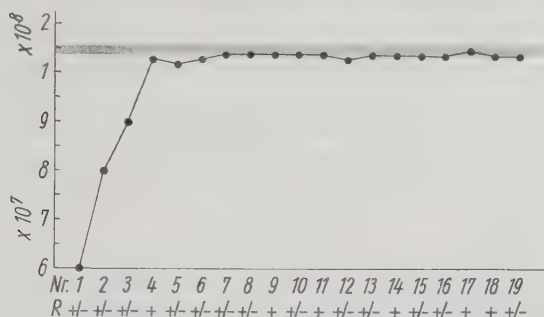


Abb. 10. Protokollauszug der Riechschwellenbestimmung für α -Ionen (Vp : HG).
Bezeichnung wie in Abb. 6

Schwellenbereich für diese Versuchsreihe zwischen $1,5 \cdot 10^9$ und $1,6 \cdot 10^9$ abgelesen werden. Ein Bereich von $7,2 \cdot 10^8$ bis $2,9 \cdot 10^9$ wurde für alle Versuche mit Äthylundecylat gefunden.

Tabelle 1

Zusammenstellung der von verschiedenen Untersuchern gefundenen Riechschwellenwerte für die von uns verwendeten Substanzen (in Anlehnung an LAFFORT 1963)

Duftstoff	Riechschwellenkonzentration (Moleküle/cm ³ Luft)	Autor
n-Buttersäure	$6,9 \cdot 10^9$	PASSY 1893, 1896
	$6,1 \cdot 10^{13}$	ALLISON und KATZ 1919
	$9,9 \cdot 10^{10}$	MITSUMOTO 1926
	$7,0 \cdot 10^9$	v. SKRAMLIK 1948
	$1,1 \cdot 10^{11}$	JONES 1955
	$8,0 \cdot 10^{10}$	NADER 1958
	$2,4 \cdot 10^9$	eigener Befund
Propionsäure	$4,1 \cdot 10^{11}$	PASSY 1893, 1896
	$1,8 \cdot 10^{13}$	MITSUMOTO 1926
	$1,7 \cdot 10^{13}$	MORIMURA 1934
	$4,2 \cdot 10^{11}$	v. SKRAMLIK 1948
	$2,2 \cdot 10^{10}$	eigener Befund
Äthylcaprinat	$4,2 \cdot 10^9$	SCHWARZ 1955
	$4,0 \cdot 10^9$	eigener Befund
Äthylundecylat	$1,4 \cdot 10^{10}$	SCHWARZ 1955
	$7,2 \cdot 10^8$	eigener Befund
α -Ionon	$2,9 \cdot 10^8$	TEMPELAAR 1913,
		ZWAARDEMAKER 1910
	$1,6 \cdot 10^8$	HENNING 1924
	$8,9 \cdot 10^7$	eigener Befund

Die Untersuchungen mit α -Ionon zeigen, wie aus Abb. 10 ersichtlich, einen verhältnismäßig engen Schwellenbereich zwischen $1,3 \cdot 10^8$ und $1,5 \cdot 10^8$. Dementsprechend wurde auch für die Gesamtzahl der Versuche der relativ kleine Bereich von $8,9 \cdot 10^7$ bis $3,2 \cdot 10^8$ gefunden.

Zum Vergleich dieser Ergebnisse mit den in der Literatur berichteten wurde in Anlehnung an LAFFORT (1963) Tab. 1 angefertigt. Die hierbei aus unseren Versuchsergebnissen gewählten Schwellenwerte stellen weder Mittelwerte noch die oben erwähnten Schwellenbereiche dar, sondern die jeweils im Laufe der Untersuchungen beobachtete niedrigsten Schwellen. Aus dieser Tabelle kann ersehen werden, daß die von uns gefundenen Werte niedriger als die anderer Autoren liegen.

Die verhältnismäßig große Abweichung unserer Werte für Äthylundecylat von den von SCHWARZ 1955 gefundenen kann damit erklärt werden, daß SCHWARZ nur einige wenige Bestimmungen mit diesem Duftstoff zum Vergleich mit seinen Ergebnissen bei Bienen durchgeführt hat (SCHWARZ 1964).

VII. Über die Faktoren, die die Geruchsempfindlichkeit beeinflussen

Aus den oben mitgeteilten Wahrnehmungsschwellen für Einzeldüfte ist zu entnehmen, daß augenscheinlich die Fähigkeit des Menschen zur Wahrnehmung von Gerüchen nicht nur große individuelle Unterschiede aufweist, sondern auch beim gleichen Individuum starken zeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Zum Beispiel wurde für die Schwellenkonzentration von Buttersäure in einem Zeitraum von 5 Monaten eine Schwankung von 1:20 bei der

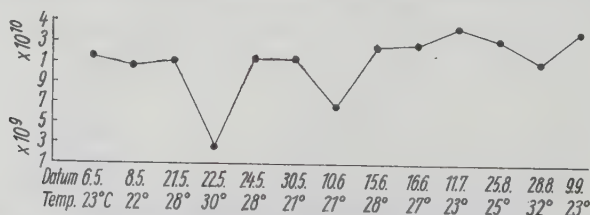


Abb. 11. Protokollauszug einiger Schwellenwerte für Buttersäure (Vp: HG) über einen Zeitraum von 5 Monaten. Ordinate = Konzentration; Abszisse = Datum mit jeweiliger Zimmertemperatur

gleichen Versuchsperson gefunden (Abb. 11). In Anbetracht der großen Zahl von Faktoren, die durch direkte Einwirkung oder über Reflexe den Turgor, die Durchblutung und die Sekretion der Riechmembran beeinflussen können, ist es nicht verwunderlich, daß die Riechschärfe beträchtlich variieren kann.

Eine solche Betrachtung der Zusammenhänge wird durch eine Reihe von Beobachtungen bestätigt, die SCHNEIDER und WOLF (1960) in einer umfassenden Arbeit über die Beziehungen zwischen Riechschärfe und Zustand der Riechmembran niederlegten. Bei Messungen der Geruchswahrnehmung von acht Individuen über einen längeren Zeitraum fanden diese Autoren einen engen Zusammenhang zwischen der Riechschärfe und dem Schwellungsgrad,

dem Feuchtigkeitsgehalt und der Farbe der Riechschleimhaut. Bei guter Riechschärfe wurde eine mäßige Schwellung gefunden, während eine verhältnismäßig blasse und geschrumpfte Membran und auch eine hochgradige Schwellung mit schlechterem Riechvermögen verbunden waren. Die Autoren nahmen an, daß der mit einem mäßigen Schwellungszustand einhergehende Wärme- und Befeuchtungsgrad für die Erregbarkeit von Bedeutung sind.

Die wichtigsten Faktoren, die — zentral oder peripher — die Riechschärfe beeinflussen und somit bei der Riechschwellenbestimmung des Menschen von großer Bedeutung sind, sollen hier in äußere und innere gegliedert werden.

1. Äußere Faktoren

Welch große Rolle die Beschaffenheit der Luft in dem Raum spielt, in dem experimentiert wird, ob sie völlig von allen Riechstoffen befreit ist, ist natürlich von besonderer Wichtigkeit. KOMURO (1922) stellte fest, daß, nachdem man eine Kammer mit Uviol- oder Quarzlicht geruchfrei gemacht hat — von ZWAARDEMAKER als „Camera odore carens“ bezeichnet —, die Riechschwellen durchschnittlich um 25% tiefer liegen als in einem Luftraum, der in der Praxis als geruchfrei betrachtet wird. Eine große Beeinflussung von Geruchsschwellenwerten durch die Gerüche der Umgebung fand auch BAKER (1962). In den vorliegenden Versuchen mußte diese Fehlerquelle in Kauf genommen werden; die Größe des Raumes und die besonders günstige Belüftung hielten diesen möglichen Schwellenerhöhungseffekt jedoch bei einem Minimum.

Auf Grund früherer Untersuchungen (ZWAARDEMAKER 1895, S. 116) wurde die beeinflussende Rolle der Temperatur auf die Geruchsempfindlichkeit allgemein angenommen. WOERDEMAN (1934) untersuchte die relative Intensität einer Isoamylazetat-Lösung bei 20 und bei 50 °C und fand, daß bei 50 °C eine wesentlich stärkere Wirkung auf die Riechzellen auftrat als bei 20 °C; er schrieb dies der größeren Molekularbewegung zu. Versuche von MORIMURA (1934) mit Kampfer, Naphthalin, Chloroform, Essigsäure und Propionsäure ergaben eine allgemeine Schwellenerhöhung bei einem Temperaturanstieg von 25 bis 50 °C, wobei ein Temperaturunterschied von mindestens 5 °C nötig war, um eine Änderung des Schwellenwertes hervorzurufen. Der niedrigste Schwellenwert wurde in der Regel bei 25–30 °C und bei 40–45 °C gefunden.

Neuere Untersuchungen zeigen ebenfalls keine übereinstimmenden Ergebnisse hinsichtlich der Beeinflussung der Geruchsempfindlichkeit durch die Temperatur. KERKA und HUMPHREYS (1956) überprüften die Wirkung von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Riechschärfe für Isovaleriansäure, Methylsalicylat, Pyridin und Zigarettenrauch in zwei Testkammern. Es wurden keine Schwellenbestimmungen durchgeführt, sondern die Befunde auf Grund der subjektiven Stärkeempfindung eines Geruchsreizes in fünf Grade eingeteilt. Dabei wurde keine wesentliche Temperaturabhängigkeit der Riechschärfe gefunden. Bei konstanter Temperatur und Erhöhung der relativen Feuchtigkeit wurden Isovaleriansäure und Zigarettenrauch schwächer und Pyridin stärker wahrgenommen. Die Versuche mit Methylsalicylat brachten keine sicheren Ergebnisse. KUEHNER (1955) berichtete über die Frage der Ver-

flüchtigung von Geruchsstoffen, und über die Beeinflussung der Geruchsintensität in abgeschlossenen Räumen und der Geruchsempfindlichkeit durch Wasserdampf. Er fand auch, daß bei Unabhängigkeit des Duftstoffes von Wasserdampf eine hohe relative Feuchtigkeit für die Wahrnehmungsfähigkeit vorteilhaft war. In den geschilderten Experimenten wurde jedoch die Temperatur nicht in der gleichen Weise untersucht. WOERDEMAN und MORIMURA brachten den Duftstoff allein auf die gewünschte Temperatur und bliesen ihn dann in die Nase ein. KERKA und HUMPHREYS kontrollierten bei ihren Untersuchungen sowohl die Temperatur der Umgebung als auch des Duftstoffes.

In einer theoretischen Abhandlung über die Rolle der Adsorption und der Molekülstruktur beim Geruch entwickelten DAVIES und TAYLOR (1959) eine Gleichung zur Berechnung von Schwellenwerten in Abhängigkeit von der Temperatur. Nach dieser Gleichung hat eine geringe Temperaturerhöhung eine beträchtliche Schwellenerhöhung zur Folge. In Untersuchungen über den Effekt verschiedener physikalischer Parameter auf die Riechschärfe der Landschildkröte ergaben elektrische Ableitungen von kleinen Nervenästen keine wesentliche Abhängigkeit der olfaktorischen Reaktion von Temperatur und Feuchtigkeit (TUCKER 1963). STONE (1963) zeigte in einer verfeinerten Testmethode mit Hilfe eines auf dem Verteilungsprinzip beruhenden Olfaktometers (OUGH und STONE 1961; STONE, OUGH und PANGBORN 1962) bei einer Gruppe von 10 Personen, daß die Temperatur – die Versuche erstreckten sich von 12,5 bis 35°C – die Geruchsempfindlichkeit für Essigsäure nicht wesentlich veränderte. Er führte dies auf die schnelle Angleichung der Temperatur des Geruchsstoffes auf die Körpertemperatur zurück. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit unseren eigenen Beobachtungen über die Schwankungen der Schwellenwerte, die oben für Buttersäure dargestellt sind. Obwohl die Temperatur der Umgebung über einen Zeitraum von fünf Monaten zwischen 20 und 32°C variierte, änderten sich die Schwellenwerte nur in einem Verhältnis von 1:20. Diese Unterschiede sind hinsichtlich der Temperaturunterschiede nicht als wesentlich anzusehen, da innerhalb dieser Zeitspanne an Versuchstagen mit gleicher Temperatur bereits eine Schwankung von maximal 1:10 festzustellen war (vgl. Abb. 11: 30. 5. und 10. 6.; 6. 5., 11. 7. und 9. 9.; 21. 5., 24. 5. und 15. 6.).

Beachtung in diesem Zusammenhang verdienen auch die Faktoren Volumen und Druck des Reizes für die Geruchswahrnehmung. Bei den Versuchen von ELSBERG und LEVY (1935) mit der „blast-injection“-Methode war der Druck des eingblasenen Luft-Duft-Gemisches für die Wahrnehmung und Erkennung eines Duftstoffes von größerer Bedeutung als das Volumen (ELSBERG u. a. 1935, JEROME 1942). MORIMURA (1934) zeigte die Abhängigkeit der Geruchsempfindlichkeit vom Dampfdruck des Duftstoffes in ausgedehnten Reihenversuchen.

Für die Apparaturen, welche eine konstante Strömungsgeschwindigkeit und die „Schnüffelmethode“ anwenden, wie es in den vorliegenden Untersuchungen der Fall ist, sind die Verhältnisse anders zu beurteilen. STUIVER (1958) zeigte, daß Reizdauer und Strömungsgeschwindigkeit der eingeatmeten oder eingblasenen Luft die Schwelle weitgehend beeinflussen können. Er

erklärte den Einfluß der Strömungsgeschwindigkeit durch die Erscheinungen der Diffusion und Absorption in der Nasenhöhle. Durch die Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit werden zwei entgegengesetzte Effekte erzielt: die Konzentration des die Area olfactoria erreichenden Duftstoffes wird dadurch erhöht, daß weniger Moleküle in der Schleimschicht der Nasenhöhle verlorengehen; der Anteil jedoch, der durch Diffusion zum Riechepithel gelangt, nimmt ab. STUIVER berechnete für die normale Inspiration einen Prozentsatz von 7% Duftmolekülen, die den Riechspalt erreichen. Durch elektrische Ableitungen von kleinen Nervenverzweigungen bei der Landschildkröte zeigte TUCKER (1963) auch, daß neben der Art und der Konzentration eines Duftstoffes auch seine Einstömungsgeschwindigkeit in die Nasenhöhle einen wichtigen Parameter für die Reaktion darstellt.

2. Innere Faktoren

1947 stellten GOETZL und STONE von der Nahrungsaufnahme abhängige Tagesschwankungen in der Riechschärfe fest. In Versuchen beim Menschen fanden sie, daß den frei ausgewählten Mahlzeiten eine erhöhte Geruchsempfindlichkeit vorausging. Im Anschluß an die Mahlzeiten wurde eine Verminderung in der Geruchsempfindlichkeit gemessen. Bei der Diskussion dieser Beobachtungen äußerten sie die Vermutung, daß diese präzibale Erhöhung der Riechschärfe einen Maßstab für die Intensität des durch die eingenommene Nahrung hervorgerufenen Sättigungsgefühls bilden könnte. Das Vorkommen rhythmischer Schwankungen in der Riechschärfe wurde später von HAMMER (1951) bestätigt. Er fand, daß die Schwellen für Geruch, Geschmack und optische Verschmelzung Tagesschwankungen aufweisen, die mit der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang stehen; und zwar war die Empfindlichkeit für Geruch und Geschmack vor dem Lunch hoch und danach niedrig; die Kurve der optischen Verschmelzungsfrequenz zeigte die gleichen allgemeinen Schwankungen wie die Geruchs- und Geschmacksschwellen. HAMMER fügte jedoch hinzu, daß Tagesschwankungen der Sinneswahrnehmung durch eine ganze Reihe physiologischer Faktoren und deren Zusammenwirken beeinflusst werden, und daß unter seinen Versuchsbedingungen nicht nur Nahrungsaufnahme, sondern evtl. auch Müdigkeit sowie der allgemeine körperliche Zustand diese Unterschiede bedingen konnte. [So fanden zum Beispiel SCHNEIDER und WOLF (1955) erhöhte Riechschwellen in Streß-Situationen.]

Auch spätere Autoren konnten eine erhöhte Riechschärfe vor den Mahlzeiten feststellen. GULLD (1956) fand bei normalen und adipösen Individuen ebenfalls von der Nahrungsaufnahme abhängige Tagesschwankungen in der Riechschärfe. Die Schwankungen waren bei beiden Gruppen im wesentlichen gleich groß, obwohl die adipösen Versuchspersonen beträchtlich höhere Wahrnehmungsschwellen zeigten. Er fand weiter, daß Amphetamin bei beiden Gruppen die präzibale Steigerung der Riechschärfe hemmte. Auch SCHNEIDER und WOLF (1955) und FURCHTGOTT und FRIEDMAN (1960) fanden vor den Mahlzeiten eine stärkere Geruchsempfindlichkeit.

Die Befunde von JANOWITZ und GROSSMAN (1950) jedoch stehen zu den oben geschilderten Ergebnissen in Widerspruch. Diese Untersucher bemerk-

ten nur unwesentliche Tagesschwankungen in der Geruchs- und Geschmacksempfindlichkeit und konnten keine feste Beziehung zum Hungergefühl oder Appetit ableiten.

Auch ZILSTORFF-PEDERSEN (1955) kam zu dem Ergebnis, daß sich die Riechschärfe von 5 Versuchspersonen, die 15 bis 20 Minuten vor und über einen Zeitraum von etwa 90 Minuten nach einer frei ausgewählten Mahlzeit gemessen wurde, nicht wesentlich änderte.

Im Verlauf unserer Schwellenbestimmungen für Buttersäure wurde die Unterschiedlichkeit dieses Wertes bei der gleichen Versuchsperson kurz nach dem Mittagessen und vor dem Abendessen bestimmt. Abb. 12 zeigt die genaue Versuchsreihe für verschiedene Buttersäurekonzentrationen, die der Versuchsperson um 14 Uhr und um 18 Uhr geboten wurden. Es ist zu ersehen, daß bei der ersten Reihe der Schwellenbereich zwischen $6,9 \cdot 10^9$ und $7,0 \cdot 10^9$ Moleküle pro cm^3 Luft liegt, während er nur vier Stunden später auf $4,8 \cdot 10^9$ bis $5,0 \cdot 10^9$ erniedrigt ist, das bedeutet einen Unterschied von 19%. Da die Versuchsperson jedoch auch zwischen diesen beiden Versuchsreihen kleinere Nahrungsmengen zu sich genommen hat, ist aus diesen Ergebnissen nicht unbedingt zu schließen, daß es sich bei unseren Ergebnissen um nahrungsbedingte Tagesschwankungen handelt; vielmehr müssen auch — wie oben schon erwähnt — die Konzentrationsfähigkeit, die Einübung und der allgemeine psychische Zustand in Betracht gezogen werden. [So fand z. B. ENGEN (1960) nach Einübung der Versuchspersonen wesentlich niedrigere Schwellenwerte.] Wie NEUHAUS (1958) schon beim Hund vermutete, ist unter Umständen weniger die Kalorienzufuhr an sich, sondern die Art der zugeführten Nahrung als Faktor für eine Beeinflussung der Geruchsempfindlichkeit von Bedeutung, so daß die von den verschiedenen Autoren gefundenen Ergebnisse — ohne Angaben über die Zusammensetzung der Nahrung — keine Vergleichsmöglichkeiten bieten.

Alle oben aus der Literatur zitierten Untersuchungen über Geruchssinn und Nahrungsaufnahme wurden entweder mit der „blast-injektion“-Methode nach ELSBERG (1935), durch „Schnüffeln“ duftgesättigter Luft in einem Olfaktorium oder durch „Schnüffeln“ an einer Reihe von Reagenzgläsern durchgeführt. BERG, PANGBORN, ROESSLER und WEBB (1963) benutzten das von OUGH und STONE (1961) konstruierte Olfaktometer, das bestimmbare Duftmengen in gereinigter Luft liefert und bei dem Strömungsgeschwindigkeit, Temperatur und Feuchtigkeit kontrolliert werden können und der die normale Atmung ausnutzt. Ihre Untersuchungen ergaben, daß die Riechschärfe nach dem Essen größer war als vorher. Dieses Resultat steht in vollkommenem Widerspruch zu den vorher geschilderten.

Da bei allen diesen Untersuchungen verschiedene Methoden angewandt und meist auch verschiedene Duftstoffe benutzt wurden, erscheinen diese Widersprüche nicht so unverständlich, besonders wenn man in Betracht zieht, daß häufig auf Grund des Ergebnisses für einen oder zwei Duftstoffe Verallgemeinerungen hinsichtlich der „Riechschärfe“ überhaupt gemacht wurden. Es ist leicht vorstellbar, daß mit der Untersuchung einer größeren Anzahl von Duftstoffen eine Beeinflussung der Riechschärfe für bestimmte

Stoffe durch die Nahrungsaufnahme und Verdauung, ebenso wie durch andere vegetative Körpervorgänge bewiesen wird.

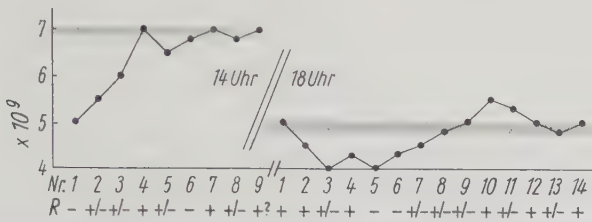


Abb. 12. Protokollauszug der Riechschwellenbestimmung für Buttersäure (Vp: HMV) um 14 und 18 Uhr am gleichen Tag. Bezeichnungen wie in Abb. 6

Auch Beobachtungen von ADRIAN (1948) am Bulbus olfactorius von Säugetieren weisen auf einen Zusammenhang zwischen Riechschwelle und Ernährung hin. Die elektrische Erregungsaktivität ist beim Kaninchen für pflanzliche Gerüche stark, für Gerüche von verwesendem Fleisch nur schwach nachzuweisen. Umgekehrt ist es bei der Katze. Nach NEUHAUS (1958) könnte es sich in beiden Fällen einerseits um die Wirkung der natürlichen Nahrung auf das Riechorgan handeln, andererseits um eine arteigentümliche Spezialisierung des Sinnesorgans. Auch beim Hund fand NEUHAUS, daß die Riechschwellen für vegetabilische Gerüche etwas höher als für animalische Düfte liegen. GRUCH (1957) sprach in diesem Zusammenhang sogar von „Affektschwellen“ für die einzelnen Tierarten.

In diesem Zusammenhang verdient auch die Frage der hämatogenen Olfaktion Erwähnung. Mit „hämatogener Olfaktion“ wird gewöhnlich das Auftreten einer Geruchsempfindung durch Substanzen, die parenteral einverleibt wurden, bezeichnet. Theoretisch könnte dieser Effekt entweder über die peripheren Rezeptoren oder durch eine direkte Wirkung der injizierten Substanzen auf zentrale Strukturen zustande kommen. Tatsächlich zeigten HOLMQUIST und INGVAR (1957), daß durch Injektion kleiner Mengen gepufferter Fettsäuren von kurzer oder mittlerer Kohlenstoff-Kettenlänge das Elektroenzephalogramm der Katze ähnlich verändert wurde wie beim Übergang in physiologischen Schlaf aus dem Wachsein. Eine Erregung der Endorgane kann man sich entweder durch Transport der Substanz mit dem Blutstrom bis zu den Geruchsrezeptoren oder aber durch den Transport von Duftpartikeln mit der Ausatemungsluft von der Lunge bis zur Nasenschleimhaut vorstellen.

BEDNÁR und LANGFELDER (1930) haben wahrscheinlich als erste versucht, den Mechanismus der hämatogenen Olfaktion zu analysieren. Sie fanden, daß intravenöse Injektion von Neosalvarsan oder Kampfer eine Geruchsempfindung hervorrief, die wenige Sekunden nach der Injektion auftrat und 1 bis 2 Minuten andauerte. Die Empfindung wurde im allgemeinen als sehr stark und rasch einsetzend bezeichnet. Sie trat auch bei vollständiger Obstruktion der Nasenhöhle auf. Wiederholte Injektionen der gleichen Substanz bewirkten eine allmähliche Schwächung der Geruchsempfindung, während die Emp-

findlichkeit gegenüber anderen Substanzen unbeeinflusst blieb, d. h. die Ermüdungserscheinungen blieben eindeutig spezifisch. Bei Injektion von Arsenpräparaten wurden gelegentlich auch Geschmacksempfindungen beobachtet. Aus diesen Untersuchungen wurde der Schluß gezogen, daß bei der hämatogenen Olfaktion die Aktivierung der Rezeptoren durch den mit dem Blutstrom zur Regio olfactoria gebrachten Duftstoff erfolgt. Im Gegensatz zu den oben beschriebenen Versuchsergebnissen von BEDNÁR und LANGFELDER (1930) konnten VAN DISHOECK und VERSTEEG (1957) bei normalen Versuchspersonen jedoch kein hämatogenes Riechen feststellen, wenn der Riechspalt verlegt war. Nach Kampferinjektionen wurde keine Geruchsempfindung festgestellt, solange die Versuchsperson den Atem anhalten konnte, sie trat jedoch bei der ersten Expiration auf. Nach Ätherinjektionen berichteten einige Versuchspersonen auch bei angehaltenem Atem eine leichte Geruchsempfindung. Die Autoren schlossen aus ihren Beobachtungen, daß die hämatogene Reizung höchstwahrscheinlich durch Duftpartikel verursacht wird, die durch die Lunge mit der ausgeatmeten Luft ausgeschieden werden und dabei zum Riechepithel gelangen. Die Wirkung des Äthers wurde als Folge seiner Diffusion durch die Nasenschleimhaut erklärt. Zur weiteren Unterstützung der Vorstellung, daß das hämatogene Riechen nur durch ausgeatmete Duftpartikel zustande kommt, berichteten die Autoren, daß bei laryngektomierten Patienten durch Injektion von Kampfer keine Geruchsempfindung hervorgerufen werden konnte. Untersuchungen von MARCO u. a. (1956) ergaben, daß bei der Hälfte solcher Patienten nach intravenöser Injektion einer Lavendellösung eine Geruchsempfindung auftrat. Die Reizung der Rezeptoren auf dem Blutwege wurde als unwahrscheinlich betrachtet. Zur Erhärtung dieser These führten MARCO und Mitarbeiter Beobachtungen aus der älteren Literatur an, worin das Fehlen einer Geruchswahrnehmung bei Instillation einer Duftlösung in den Riechspalt berichtet wurde. Ihre Schlußfolgerung ist die Auffassung, daß das hämatogene Riechen Ergebnis einer Reizung der Riechzentren im Gehirn ist. Sie wird weiter gestützt durch die Beobachtung, daß bei Hunden mit durchtrennten Riechnerven nach Injektion von Geruchsstoffen noch Änderungen in der Atmungsfrequenz erzeugt werden konnten (CLEMENTE 1951). OTTOSON ging der Frage nach dem Ort der Reizeinwirkung in Untersuchungen am Kaninchen nach und fand (s. OTTOSON 1963), daß intravenöse Injektionen von Methylazetat, Kumarin oder Pyridin eine erhöhte elektrische Aktivität des Bulbus olfactorius verursachten, wobei die Duftpartikel infolge der Atmung der Tiere durch eine Trachealkanüle nicht mit der ausgeatmeten Luft zum Riechepithel gebracht werden konnten, um dort die Rezeptoren zu erregen. Andererseits erhielt er keine Reaktion nach Durchtrennung der Riechnerven. So hält es OTTOSON für am wahrscheinlichsten, daß der Duftstoff auf dem Blutwege zum Riechepithel gebracht wird und hier die Endorgane direkt erregt.

Nach den geschilderten Befunden kann man erwarten, daß intravenöse Injektionen eines bestimmten Duftstoffes den Schwellenwert für diese Substanz beeinflussen. Tatsächlich fand LE MAGNEN (1949a), daß nach Injektionen von Kampfer, Äthyläther und anderen Stoffen die Riechschwelle für die be-

treffenden Substanzen erniedrigt war und erst im Laufe von 30 Tagen wieder ihre normale Höhe erreichte. Dieser Befund wurde 1958 von NEUHAUS bestätigt. Nach oraler Gabe einer Buttersäure enthaltenden Gelatine kapseln beim Hund stieg die Riechschwelle für Buttersäure innerhalb von 24 Stunden auf das Zwölfwache, sank dann ab und erreichte nach 5 Tagen ein Minimum, das bei einem Drittel der normalen Schwellenkonzentration lag. Im Verlauf von weiteren 14 Tagen stieg die Schwelle wieder auf den Ausgangswert. Nach Verabreichung einer Kapsel mit α -Ionon zeigten sich entsprechende Schwankungen für diesen Stoff. Die Ausgangslage wurde schon 14 Tage nach Versuchsbeginn erreicht. Diese Versuche brachten noch weitere wichtige Ergebnisse. NEUHAUS fand, daß die orale Gabe von Buttersäure auch die Riechschwelle des Hundes für andere Fettsäuren, wie z. B. Propionsäure und Caprylsäure veränderte. Jedoch blieb die Riechschwelle für einen chemisch und qualitativ völlig verschiedenen Duftstoff, z. B. α -Ionon, durch Buttersäure im Körper unbeeinflußt, ebenso wie die Buttersäureschwelle nicht durch vorherige Gabe von α -Ionon verändert wurde. Dieses Ergebnis kann als weiterer Beweis für die Existenz verschiedener Rezeptorenklassen gelten. LE MAGNEN (1949 a, b) hat sogar eine humorale Theorie des Riechvorganges vorgeschlagen, die sich auf Untersuchungen der Geruchssensibilisierung durch intramuskuläre Injektion eines Geruchsstoffes gründet. Er nahm an, daß das Duftmolekül als Antigen eine Antikörperbildung induzieren könne. LE MAGNEN versucht durch solche Erwägungen die individuellen Unterschiede in der Geruchsempfindlichkeit zu erklären. Jedoch ist es schwierig, den Erregungsvorgang selbst mit den Prinzipien der Immunologie zu erklären.

Es ist allgemein anerkannt, daß eine Beziehung zwischen den Genitalfunktionen und dem Riechen besteht (s. FABRICANT 1960). Nach Untersuchungen von TOULOUSE und VASCHIDE (1899 a), GARBINI (1892), DI MATTAI (1901) und THOMPSON (1905) ist die Riechschwelle bei Frauen niedriger als bei Männern. Andere Autoren fanden das Gegenteil (BAILEY und POWELL 1884, BAILEY und NICHOLS 1887, OTTOLENGHI 1899). Nach HENNING (1924) bestehen keine Unterschiede in der Leistung des Geruchssinnes zwischen Mann und Frau. Er glaubte, daß es sich bei den gefundenen Unterschieden einfach um den Ausdruck einer größeren oder geringeren Erfahrung handelte. So zeigten in seinen Versuchen Frauen geringere Riechschwellen bei Gewürz-, Küchen- und Blumengerüchen, während Männer bei der Darbietung von chemisch einheitlichen Riechstoffen den Frauen überlegen waren. Waren die dargebotenen Gerüche beiden Geschlechtern völlig unbekannt, so zeigten sich die Riechschwellen bei Männern und Frauen gleich hoch. Nichtsdestoweniger wird in der neuen Literatur den Frauen eine größere Riechschärfe als den Männern zugeschrieben. MONCRIEFF (1951) sieht den Grund hierfür in der größeren Enthaltbarkeit der Frauen gegenüber Tabak und Alkohol. Einen anderen Faktor, nämlich die Überempfindlichkeit gegenüber Gerüchen unmittelbar vor und während der Menstruation, erwähnte ELSBERG (1937). Bemerkenswerte Riechschwellenunterschiede zwischen Frauen einerseits, und Männern und Kindern beiderlei Geschlechts andererseits stellte LE MAGNEN (1948) in Untersuchungen mit Exalton (Moschusgeruch) fest. Bei Frauen fand er all-

gemein eine tiefere Schwelle, die ihr Minimum eine Woche vor der Menstruation erreicht hatte. GUILLOT und FIEHRER (1949) zeigten einen Zusammenhang zwischen der Höhe des Follikulinspiegels im Blut und der Geruchsempfindlichkeit auf.

Hinsichtlich der Morphologie besteht eine große Ähnlichkeit zwischen dem Gewebe, das die mittlere und untere Nasenmuschel und einen Teil des Septums bedeckt, und dem kavernösem Gewebe der Genitalorgane. Es wurde berichtet, daß die vaskuläre Schwellung der Nasenschleimhaut eine Begleiterscheinung bei Menstruation und Gravidität ist. Als Erklärung für diese Veränderungen scheint allgemein eine hormonelle Einwirkung auf die Nasenschleimhaut angenommen zu werden. Experimentelle Befunde von MORTIMER u. a. (1936 a, b, c) bei Affen, die Östrogene erhalten hatten, stützen diese Annahme. Sie fanden, daß diese Hormone eine Rötung und Schwellung der Nasenschleimhaut bewirkten. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Veränderungen in der Geruchsempfindlichkeit, die häufig während der Schwangerschaft zu beobachten sind, durch hormonelle Einflüsse auf die Riechschleimhaut hervorgerufen werden. Blutstauung, Schwellung und verstärkte Sekretion der Nasenschleimhaut wurden auch nach Applikation von Androgenen (HAMILTON 1937) beobachtet. Einen direkten Beweis für die hormonelle Beeinflussung des Geruchsorgans erbrachten SCHNEIDER und Mitarbeiter (1958), die bei hypogenitalen Frauen nach Östrogengaben eine erhöhte und nach Androgenapplikation eine verringerte Riechschärfe feststellten. Sicher wäre es von Interesse, auch die Wirkungen anderer Hormone, besonders des Progesterons und der Hormone der Nebenniere sowie des Hypophysenvorderlappens, zu untersuchen.

Über die Wirkung bestimmter Drogen auf den Geruchssinn wurde ebenfalls berichtet. In Untersuchungen über bedingte Reflexe beim Hund fand MYZNIKOV (1958), daß z. B. Koffein die Unterscheidungsfähigkeit beim Geruch erhöhte. KRUSHINSKY und FLESS (1959) bestätigten diesen Befund und zeigten, daß die tägliche Verabreichung einer bestimmten Droge über längere Zeit hinaus mit einer Verminderung der Riechschärfe einherging. Die transnasale Applikation von Medikamenten kann ebenfalls die Geruchsempfindung beeinflussen. SEYDELL und MCKNIGHT (1948) berichteten über eine Anosmie im Gefolge einer intranasalen Instillation von Tyrothricin. Streptomycingaben in hohen Dosen sollen ebenfalls eine Anosmie hervorrufen können (CASTELLO 1956). SKOUBY und ZILSTORFF-PEDERSEN (1954), die ebenfalls die Wirkung verschiedener Medikamente auf die Geruchsempfindlichkeit beim Menschen untersuchten, fanden eine Herabsetzung der Riechschwelle um 21 bis 50% bei hohen Gaben von Azetylcholin, Azetyl-beta-Methylcholin und Menthol. Strychnin bewirkte anfänglich eine Schwellenerhöhung und nach 10 Minuten ein Absinken der Schwelle. Die Autoren vermuteten, daß diese Schwankungen Ausdruck einer direkten Wirkung auf die Rezeptoren sind. In Anbetracht der Beobachtung von SCHNEIDER u. a., daß Änderungen der lokalen Verhältnisse in der Mukosa beträchtliche Veränderungen in der Riechschärfe hervorrufen können, ist jedoch die Vermutung, daß die von

SKOUBY und Mitarbeitern gefundenen Schwellenänderungen indirekt bewirkt werden, nicht auszuschließen.

Die Höhe der Geruchsreizschwellen scheint auch vom Alter der Versuchsperson abhängig zu sein. Auf Grund von Messungen mit Kampferwasser verschiedener Konzentration kamen TOULOUSE und VASCHIDE (1899b) zu dem Schluß, daß die Geruchsempfindlichkeit bis zum 6. Lebensjahr sehr schnell ansteigt und von da an wieder allmählich absinkt. Die niedrigste Wahrnehmungsschwelle wäre demnach für das 6. Lebensjahr anzusetzen. Das Erkennungsvermögen jedoch wird mit zunehmendem Alter besser; das heißt also, daß die Erkennungsschwelle mit der Zahl der Jahre niedriger und die Wahrnehmungsschwelle höher wird, ohne daß sich dabei freilich beide Werte gleichkommen. Auch bei diesen Untersuchungen ist es bedauerlich, daß nicht eine größere Anzahl von Duftstoffen geprüft wurde, bevor man solche allgemeinen Schlüsse hinsichtlich der Riechschärfe überhaupt zog. HENNING (1924) beobachtete an Schulkindern bei Darbietung von bekannten Gewürzen, Blumen, Früchten, Kampfer und Naphthalin, daß die Reizschwellen gegenüber Erwachsenen nicht verändert waren. Es ist also umstritten, ob Kinder eine größere Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes haben als Erwachsene. Eines scheint jedoch festzustehen, daß die Riechschwellen bei alten Leuten wesentlich höher sind als bei jüngeren Individuen. Hier wären jedoch so viele zusätzliche Faktoren zu berücksichtigen, daß man nicht von einer spezifischen Wirkung auf den Geruchssinn sprechen könnte. Nach Beobachtung von SMITH (1941, 1942) zum Beispiel setzt bereits nach der Geburt eine fortschreitende Atrophie der Riechnervenfasern ein.

In neuesten Untersuchungen hat die Frage der Geruchsempfindlichkeit bei Neugeborenen große Beachtung erfahren. Bisher gab es aus der Literatur nur sehr wenige Anhaltspunkte über die Riechfähigkeit des Neugeborenen, da in den letzten drei Jahrzehnten keine diesbezüglichen Untersuchungen gemacht wurden. Die wenigen vor dieser Zeit beobachteten Befunde widersprachen sich häufig (s. DISHER 1934, PRATT 1954). Eindeutige Reaktionen wurden nur bei Reizen mit Essigsäure und Ammoniak erhalten, die hier natürlich größtenteils auch auf einen Trigeminusreiz zurückgeführt werden können. Manche Untersucher glaubten, Reaktionen auf sog. reine Duftreize, z. B. Valeriansäure, Minze und Lavendelessenz zu erhalten, andere konnten diese Beobachtung jedoch nicht bestätigen. Einige Autoren nahmen an, daß Neugeborene zwischen angenehmen und unangenehmen Gerüchen unterscheiden könnten, andere glaubten, daß die Geruchsempfindlichkeit bei der Geburt noch nicht oder nur wenig entwickelt ist (s. DISHER 1934, PRATT 1954). BRONSTEIN u. a. (1958), die die Unterdrückung des Saugreflexes als Indikator für die Riechfähigkeit des Neugeborenen benutzten, fanden, daß Jodoform, Pfefferminze und Anisöl den Saugreflex unterdrückten. Je schwächer der Reiz war, desto schneller und vollständiger trat eine Adaptation auf. ENGEN, LIPSITT und KAYE (1963) konnten ebenfalls beim Neugeborenen Änderungen in der Lebhaftigkeit und Atmung nach Geruchsreizen feststellen. Jedoch fanden sie keine Unterschiede bei sog. angenehmen und unangenehmen Gerüchen. In einer Untersuchung der entwicklungsbedingten Änderungen in der Riech-

schwelle von der Geburt bis zu einem Alter von vier Tagen fanden LIPSITT, ENGEN und KAYE (1963), daß die Riechschwelle für Asafoetida während der ersten vier Lebenstage absank. Diese Beobachtung steht im Widerspruch zu den früheren Befunden von PRATT, NELSON und SUN (1930) und DISHER (1934). Offensichtlich konnten BRONSHTEIN und Mitarbeiter (1958) eine Adaptation feststellen, erhielten aber keine altersabhängigen Unterschiede in der Reaktion auf Duftstoffe. Aus allen diesen Ergebnissen geht hervor, wieviel Arbeit auf diesem verhältnismäßig unerforschten Gebiet noch zu leisten ist. Darüber hinaus wäre es in Anbetracht der Erscheinung der hämatogenen Olfaktion — weiter interessant, ob Geruchsreize, die Schwangeren dargeboten werden, die Herztöne des Foeten oder die Riechschärfe oder Adaptationsfähigkeit nach der Geburt beeinflussen können.

Aus der obigen Schilderung geht hervor, daß die Schwellenwerte der Geruchsempfindung von einer Anzahl von Faktoren abhängen, die noch nicht alle mit Sicherheit bekannt sind. Hier sind weitere Untersuchungen nötig, bevor ein abschließendes Urteil über die Zuverlässigkeit der gemessenen Geruchsschwellenwerte möglich ist. Dasselbe gilt für eine Reihe von pathologischen Zuständen des Körpers, die hier außer Betracht bleiben müssen.

VIII. Die Perzeption von Duftgemischen

Das Vorkommen von reinen Duftstoffen in der Natur ist sehr selten; die meisten im täglichen Leben anzutreffenden Gerüche stellen Gemische dar. Ungeachtet dessen ist die Aufstellung von Riechschwellenwerten für Duftmischungen in der Literatur weitgehend vernachlässigt worden.

ZWAARDEMAKER (1899, 1895) hat als erster die Frage von Mischungs- und Kompensationserscheinungen auf dem Gebiete des Geruchssinnes in umfassenderen Arbeiten untersucht, nachdem ARONSOHN (1886) einige diesbezügliche Versuche erwähnt hatte. Nach ZWAARDEMAKER (1923, S. 514) ist eine Kompensation der einzelnen Komponenten in einem Duftgemisch möglich, d. h. „schwache Düfte können einander aufheben, starke einen Wettstreit miteinander aufnehmen und sehr starke können einander verdrängen“. Eine Kompensation findet nach ZWAARDEMAKER nur zwischen solchen Duftstoffen statt, die in seiner Klassifikation der Gerüche verschiedenen Klassen angehören. Im Gegensatz dazu fand NAGEL (1897) bei einander unähnlichen Gerüchen keine Kompensation, sondern eine Mischung, das bedeutet, daß „eine Geruchsqualität, welche durch gleichzeitige Einwirkung von zwei oder mehreren Gerüchen entstanden ist, mit keinem derselben der Qualität nach identisch erscheint, vielmehr den Eindruck einer neuen Qualität macht, deren Ursprung aus einer Mischung — mit anderen Worten — deren Zusammensetzung sich jedoch nicht direkt erkennen läßt“ (NAGEL 1897, S. 90). Auch von HENNING (1924) ist die Erscheinung der Kompensation bestritten worden. v. SKRAMLIK (1923), der ebenfalls das Verhalten des Geruchssinnes bei gleichzeitiger Einwirkung von verschiedenen Duftstoffen untersuchte, fand gelegentlich „Verschmelzung“ sowohl bei nahverwandten als auch bei ein-

ander ganz fernestehenden Riechstoffen. Die meisten dieser früheren Untersuchungen befassen sich mit den auftretenden qualitativen Veränderungen der Eigenschaften der Mischungskomponenten, d. h. mit überschwelligen Wirkungen. Bei einer quantitativen Untersuchung, also bei Anwendung von unterschwelligen Duftstoffmengen, bestehen die folgenden Möglichkeiten:

1. Die einzelnen Komponenten des Gemisches bewahren ihre Eigenschaften. In diesem Fall wird ein Geruch nur wahrgenommen, wenn zumindest eine Komponente in einer Konzentration an oder über ihrer Schwelle vorhanden ist.
2. Sie kompensieren einander, d. h. sie verhalten sich wie Antagonisten. Hier würde ein Duftgemisch, auch wenn eine oder mehrere seiner Komponenten in ihrer Schwellenkonzentration anwesend wären, nicht wahrgenommen.
3. Sie addieren sich, d. h. eine Mischung der beiden Komponenten, welche in einer Konzentration, die jeweils beispielsweise ihrem halben Schwellenwert entspricht, vorhanden sind, könnte wahrgenommen werden.
4. Sie potenzieren ihre Wirkung, d. h. sie wirken synergistisch: die einzelnen Komponenten könnten in geringeren Konzentrationen als bei Addition eine Geruchswahrnehmung hervorrufen.

In neueren Untersuchungen über das Verhalten von Duftmischungen fanden ROSEN u. a. (1962) bei Gemischen aus p-Kresol, n-Butanol und Pyridin in verschiedenem Konzentrationsverhältnis mit jeweils unterschwelligen Mengen sowohl Addition als auch Synergismus. NAWAR und FAGERSON (1962) wiesen die Eigenschaft der potenzierten Wirkung bei Gemischen aus einigen Methylketonen nach. Additionerscheinungen fanden GUADAGNI u. a. (1963) bei Gemischen aus gesättigten und ungesättigten Aldehyden und solchen mit Seitenketten und bei Mischungen dieser Aldehyde mit Dimethylsulfid. Auch an Gemischen aus einem Alkohol, einer Säure, einem Sulfid, einem Aldehyd und einem Amin konnten sie diesen Effekt nachweisen. BAKER (1963) verwendete acht Substanzen, die sich in ihrer Struktur, ihren physikalischen Eigenschaften und in ihren Geruchsqualitäten vollkommen unterschieden: m-Kresol, n-Butanol, Pyridin, n-Butylmerkaptan, n-Amylacetat, Acrylonitril, 2,4-Dichlorphenol und Azetophenon. Mischungen aus je zwei dieser Geruchsstoffe zeigten in den meisten Fällen kein additives Verhalten. Jedoch wurden Synergismus und Antagonismus bei einigen dieser Gemische gefunden, wobei die Reaktionen bei verschiedenen Versuchspersonen und bei einer Person in verschiedenen Versuchen nicht immer gleich ausfielen. Diese Untersuchungen wurden mit in destilliertem Wasser gelösten Duftstoffen durchgeführt. Ein solches Vorgehen bringt viele einschränkende Faktoren mit sich, die WENZEL (1948) teilweise schon in einer Übersicht über die verschiedenen Methoden der Olfaktometrie erwähnt hat, zum Beispiel besteht keine Möglichkeit, die Anzahl der aus der Lösung in die Einatemluft der Versuchsperson verdunsteten Duftmoleküle zu verfolgen. Diese Mängel manifestieren sich in den zeitweise widersprüchlichen Ergebnissen der verschiedenen Untersucher. Unsere Bedenken hinsichtlich dieser Methode und das Fehlen ähnlicher quantitativer Untersuchungen beim Menschen mit Duftgemischen in Luft veranlaßte uns, solche Fragen mit Hilfe des Strömungsolfaktometers nach NEUHAUS anzugehen.

1. Ausführung der Versuche

Infolge der Tatsache der oben festgestellten Schwankungen der Geruchsschwellen über mehrere Tage kamen wir zu dem Schluß, daß bei der Bestimmung der Schwellenwerte für Duftgemische sog. Durchschnittswerte für die Einzelschwellen, die man aus den Ergebnissen anderer Versuchstage erhalten hatte, nicht als Bezugswerte verwendet werden konnten. Wenn also auch aus früheren Versuchsreihen ein Teil der Einzelschwellen schon bekannt war, so wurde es doch als notwendig erachtet — wie es NEUHAUS (1956a) schon beim Hund vertrat —, den gerade aktuellen Wert zu kennen; denn, wie obige Ergebnisse und Überlegungen zeigen, bleibt die Riechschwelle über eine längere Zeitdauer nicht immer konstant. Dementsprechend erforderte die vollständige Versuchsreihe eines Tages zuerst die Abgrenzung der Einzelschwellen der im Gemisch enthaltenen Duftstoffe. Die Versuche wurden folgendermaßen ausgeführt: zuerst wurde die Wahrnehmungsschwelle einer Komponente des zu untersuchenden Gemisches aus zwei Duftstoffen für sich bestimmt. Dann wurde der Schwellenwert für das Gemisch bei verschiedenen Mengenverhältnissen gemessen, und schließlich — nach genügend langer Durchströmung der Apparatur mit reiner Luft zur Befreiung von Duftresten — wurde die Riechschwelle für die zweite Komponente bestimmt. Bei diesem Verfahren wußte der Untersucher nicht, wie hoch die Konzentration der Komponenten im Gemisch im Verhältnis zu ihren Einzelschwellenwerten waren, bis der Schwellenwert für die zweite Komponente des Duftgemisches bestimmt war, d. h. bis die Anteile der Schwellenwerte beider Komponenten für das Gemisch vermerkt waren. Die Reihenfolge der Darbietung der Komponenten wurde von Versuchstag zu Versuchstag aufs Geratewohl verändert.

2. Ergebnisse

Insgesamt wurden fast 2500 Versuche durchgeführt. Diese hohe Zahl ist hier weniger in dem Wunsch nach größerer Genauigkeit der Ergebnisse begründet als in der Notwendigkeit, bei der Schwellenbestimmung jedes Duftgemisches auch die Einzelschwellen zu messen.

Das Gemisch Buttersäure und Propionsäure hat eine Schwelle, bei der mindestens eine Komponente in erheblich geringeren Mengen vorhanden sein muß als der betreffenden Einzelschwelle entspricht. Ein knapp unterschwelliger Buttersäurereiz wird durch Zufügung einer weit unterschwelligen Propionsäurekonzentration riechbar und entsprechend ein knapp unterschwelliger Propionsäurereiz durch eine weit unterschwellige Buttersäurekonzentration. Einige dieser Versuche sind in Tab. 2 dargestellt.

Tab. 2 enthält, ebenso wie alle anderen, nur Protokollauszüge, doch ist die angegebene Teilreihe in sich vollständig, es wurden also keine Versuche dazwischen ausgelassen. Nachdem in unmittelbar vorhergehenden Versuchen eine Propionsäurekonzentration von $0,90 \cdot 10^{11}$ Molekülen als weit unterschwellig ermittelt war, wird ihr (in Nr. 17) eine knapp unterschwellige Buttersäuremenge zugefügt. Das erhaltene Gemisch erweist sich als unterschwellig, dagegen kann (in Nr. 16 und 19) ein Gemisch mit etwas höherer Buttersäure-

konzentration wahrgenommen werden. Bei Erhöhung der Propionsäurekonzentration auf $1,36 \cdot 10^{11}$ ist die für eine gerade wahrnehmbare Mischung (Nr. 24–26) notwendige Buttersäurekonzentration viel niedriger als in den vorhergehenden Versuchen. Nach Bestimmung der Schwelle für Buttersäure allein konnte gezeigt werden, daß die für die Wahrnehmung eines Gemisches Propionsäure-Buttersäure notwendige Buttersäurekonzentration weit unterschwellig ist.

Tabelle 2

Versuche mit unterschwelligen Konzentrationen
von Propionsäure und n-Buttersäure als Duftgemische

1, 2, 3, ... = Reihenfolge der Riechprüfungen der Versuchsperson (HG); „+“ = Duftwahrnehmung am richtigen Glasrohr; „-“ = Duftwahrnehmung am falschen Glasrohr; „+/-“ = kein Unterschied zwischen beiden Glasröhren bemerkbar; „?“ = Unsicherheit. Konzentration in Molekülen pro cm^3 Luft

Nr.	Propionsäure	Buttersäure	Reakt.	Nr.	Propionsäure	Buttersäure	Reakt.
1	$3,56 \cdot 10^{11}$	0	+	21	$1,36 \cdot 10^{11}$	$2,47 \cdot 10^{10}$	+
2	$3,32 \cdot 10^{11}$	0	+	22	$1,36 \cdot 10^{11}$	$2,20 \cdot 10^{10}$	+
3	$3,08 \cdot 10^{11}$	0	+	23	$1,36 \cdot 10^{11}$	$1,93 \cdot 10^{10}$	+
4	$2,85 \cdot 10^{11}$	0	+	24	$1,36 \cdot 10^{11}$	$1,65 \cdot 10^{10}$	+ ?
5	$2,37 \cdot 10^{11}$	0	+/-	25	$1,36 \cdot 10^{11}$	$1,38 \cdot 10^{10}$	+/-
6	$2,61 \cdot 10^{11}$	0	+ ?	26	$1,36 \cdot 10^{11}$	$1,51 \cdot 10^{10}$	+
7	$2,73 \cdot 10^{11}$	0	+	27	0	$3,79 \cdot 10^9$	+/-
8	$2,61 \cdot 10^{11}$	0	+/-	28	0	$1,42 \cdot 10^{10}$	+/-
9	$2,73 \cdot 10^{11}$	0	+	29	0	$5,27 \cdot 10^{10}$	+
10	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,75 \cdot 10^{10}$	+/-	30	0	$4,83 \cdot 10^{10}$	+
11	$0,90 \cdot 10^{11}$	$3,59 \cdot 10^{10}$	+	31	0	$4,39 \cdot 10^{10}$	+/-
12	$0,90 \cdot 10^{11}$	$3,03 \cdot 10^{10}$	+	32	0	$4,83 \cdot 10^{10}$	+/-
13	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,75 \cdot 10^{10}$	+/-	33	0	$5,27 \cdot 10^{10}$	+
14	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,89 \cdot 10^{10}$	+	34	0	$4,83 \cdot 10^{10}$	+
15	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,75 \cdot 10^{10}$	+	35	0	$4,39 \cdot 10^{10}$	+
16	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,61 \cdot 10^{10}$	+	36	0	$3,95 \cdot 10^{10}$	+
17	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,47 \cdot 10^{10}$	+/-	37	0	$3,51 \cdot 10^{10}$	+/-
18	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,61 \cdot 10^{10}$	+/-	38	0	$3,73 \cdot 10^{10}$	+
19	$0,90 \cdot 10^{11}$	$2,75 \cdot 10^{10}$	+	39	0	$3,51 \cdot 10^{10}$	+/-
20	$1,36 \cdot 10^{11}$	$2,75 \cdot 10^{10}$	+				

Ganz entsprechende Ergebnisse brachte die Kombination Äthylcaprinat und Äthylundecylat. Ein unterschwelliger Äthylundecylatreiz wird durch Zufügung einer weit unterschwelligen Äthylcaprinatmenge über die Schwelle gehoben, wie ein Protokollauszug in Tab. 3 zeigt.

Der weit unterschwellige Reiz von $3,23 \cdot 10^9$ Äthylcaprinat wird bei einer schwelennahen Konzentration von Äthylundecylat gerade wahrgenommen, wie Nr. 19, 21 und 23 zeigen. Eine niedrigere Konzentration von Äthylundecylat (Nr. 18) reicht nicht aus, um das Gemisch wahrzunehmen.

Ein leicht unterschwelliger Äthylcaprinatreiz wird durch Hinzufügen einer unterschwelligen Äthylundecylatkonzentration ebenfalls über die Schwelle gehoben (Nr. 24, 27 und 28). Unterschwellig bleibt dagegen ein Gemisch mit einem Gehalt von $0,93 \cdot 10^9$ Molekülen Äthylundecylat (Nr. 25 und 29). Die

Versuche 33 bis 36 demonstrieren, daß die Konzentration von Äthylundecylat im Gemisch unerschwellig war; denn die Wahrnehmungsschwelle für diese Substanz liegt bei ungefähr $2,14 \cdot 10^9$ Molekülen.

Tabelle 3
Versuche mit unerschwelligen Konzentrationen
von Äthylcaprinat und Äthylundecylat als Duftgemische
Bezeichnungen wie in Tab. 2

Nr.	Äthyl- caprinat	Äthyl- undecylat	Reakt.	Nr.	Äthyl- caprinat	Äthyl- undecylat	Reakt.
1	$6,21 \cdot 10^9$	0	+/-	19	$3,23 \cdot 10^9$	$1,67 \cdot 10^9$	+/-
2	$8,87 \cdot 10^9$	0	+	20	$3,23 \cdot 10^9$	$1,77 \cdot 10^9$	+
3	$8,32 \cdot 10^9$	0	+/-	21	$3,23 \cdot 10^9$	$1,67 \cdot 10^9$	+
4	$8,87 \cdot 10^9$	0	+/-	22	$3,23 \cdot 10^9$	$1,58 \cdot 10^9$	+/-
5	$10,77 \cdot 10^9$	0	+	23	$3,23 \cdot 10^9$	$1,67 \cdot 10^9$	+?
6	$10,77 \cdot 10^9$	0	+/-	24	$6,46 \cdot 10^9$	$1,12 \cdot 10^9$	+
7	$11,49 \cdot 10^9$	0	+	25	$6,46 \cdot 10^9$	$0,93 \cdot 10^9$	+/-
8	$10,77 \cdot 10^9$	0	+	26	$6,46 \cdot 10^9$	$1,02 \cdot 10^9$	+/-
9	$10,05 \cdot 10^9$	0	+	27	$6,46 \cdot 10^9$	$1,12 \cdot 10^9$	+
10	$9,33 \cdot 10^9$	0	+/-	28	$6,46 \cdot 10^9$	$1,02 \cdot 10^9$	+
11	$9,69 \cdot 10^9$	0	+	29	$6,46 \cdot 10^9$	$0,93 \cdot 10^9$	+/-
12	$9,33 \cdot 10^9$	0	+/-	30	0	$2,42 \cdot 10^9$	+
13	$9,69 \cdot 10^9$	0	+/-	31	0	$1,86 \cdot 10^9$	+/-
14	$10,05 \cdot 10^9$	0	+	32	0	$2,05 \cdot 10^9$	+/-
15	$3,23 \cdot 10^9$	$1,87 \cdot 10^9$	+/-	33	0	$2,24 \cdot 10^9$	+
16	$3,23 \cdot 10^9$	$2,24 \cdot 10^9$	+	34	0	$2,14 \cdot 10^9$	+
17	$3,23 \cdot 10^9$	$1,86 \cdot 10^9$	+	35	0	$2,05 \cdot 10^9$	+/-
18	$3,23 \cdot 10^9$	$1,49 \cdot 10^9$	+/-	36	0	$2,14 \cdot 10^9$	+?

Aus diesen Befunden kann entnommen werden, daß Fettsäuren und Fettsäureäthylester sich in Gemischen gleichartig verhalten; beide Gruppen zeigen in Gemischen aus je zwei Duftstoffen eine Addition unerschwelliger Konzentrationen. Da die Fettsäureester die nächstniedere Stufe hinsichtlich der Ähnlichkeit zu Fettsäuren einnehmen — chemisch und auch bezüglich der Geruchsqualität —, wurde das Gemisch Buttersäure-Äthylundecylat untersucht. Tab. 4 gibt einen Einblick in die Schwellenverhältnisse.

Die Buttersäureschwelle lag während dieser Versuche zwischen $3,90 \cdot 10^{10}$ und $4,18 \cdot 10^{10}$ (Nr. 18, 19) und die für Äthylundecylat zwischen $6,33 \cdot 10^8$ und $6,62 \cdot 10^8$ (Nr. 41—43). Die knapp unerschwellige Buttersäurekonzentration von $2,18 \cdot 10^{10}$ wurde durch Zufügen von $2,61 \cdot 10^8$ Molekülen Ester überschwellig (Nr. 37); mit $2,29 \cdot 10^8$ Molekülen Ester im Gemisch wurde dagegen die Schwelle nicht erreicht (Nr. 38). Entsprechend wurde die knapp unerschwellige Esterkonzentration $6,33 \cdot 10^8$ durch Zugabe von $1,39 \cdot 10^{10}$ Molekülen Buttersäure überschwellig (Nr. 31), während bei der gleichen Buttersäurekonzentration $6,06 \cdot 10^8$ Estermoleküle nicht ausreichten (Nr. 30). Bei der halben Schwellenkonzentration von Buttersäure waren $5,19 \cdot 10^8$ Moleküle Äthylundecylat notwendig, um das Gemisch überschwellig zu machen. Diese Ergebnisse zeigen, daß für die Wahrnehmung eines Gemisches aus einer

Tabelle 4
Versuche mit unterschwelligen Konzentrationen
von n-Buttersäure und Äthylundecylat als Duftgemische
Bezeichnungen wie in Tab. 2

Nr.	Buttersäure	Äthyl- undecylat	Reakt.	Nr.	Buttersäure	Äthyl- undecylat	Reakt.
1	$3,90 \cdot 10^{10}$	0	+	23	$2,09 \cdot 10^{10}$	$5,19 \cdot 10^8$	+
2	$0,56 \cdot 10^{10}$	0	+/-	24	$1,39 \cdot 10^{10}$	$5,19 \cdot 10^8$	+/-
3	$1,67 \cdot 10^{10}$	0	+/-	25	$1,39 \cdot 10^{10}$	$5,77 \cdot 10^8$	+
4	$2,76 \cdot 10^{10}$	0	+	26	$1,39 \cdot 10^{10}$	$5,19 \cdot 10^8$	+/-
5	$2,04 \cdot 10^{10}$	0	+/-	27	$1,39 \cdot 10^{10}$	$5,77 \cdot 10^8$	+/-
6	$2,28 \cdot 10^{10}$	0	+/-	28	$1,39 \cdot 10^{10}$	$6,33 \cdot 10^8$	+
7	$2,52 \cdot 10^{10}$	0	+/-	39	$1,39 \cdot 10^{10}$	$5,77 \cdot 10^8$	+/-
8	$2,76 \cdot 10^{10}$	0	+/-	30	$1,39 \cdot 10^{10}$	$6,06 \cdot 10^8$	+/-
9	$2,52 \cdot 10^{10}$	0	+	31	$1,39 \cdot 10^{10}$	$6,33 \cdot 10^8$	+
10	$2,40 \cdot 10^{10}$	0	+/-	32	$2,78 \cdot 10^{10}$	$5,19 \cdot 10^8$	+
11	$2,52 \cdot 10^{10}$	0	+/-	33	$2,78 \cdot 10^{10}$	$4,61 \cdot 10^8$	+
12	$2,64 \cdot 10^{10}$	0	+/-	34	$2,78 \cdot 10^{10}$	$4,03 \cdot 10^8$	+
13	$2,76 \cdot 10^{10}$	0	+/-	35	$2,78 \cdot 10^{10}$	$3,45 \cdot 10^8$	+
14	$3,10 \cdot 10^{10}$	0	+/-	36	$2,78 \cdot 10^{10}$	$2,87 \cdot 10^8$	+
15	$3,58 \cdot 10^{10}$	0	+/-	37	$2,78 \cdot 10^{10}$	$2,61 \cdot 10^8$	+
16	$4,18 \cdot 10^{10}$	0	+	38	$2,78 \cdot 10^{10}$	$2,29 \cdot 10^8$	+/-
17	$3,34 \cdot 10^{10}$	0	+/-	39	0	$4,61 \cdot 10^8$	+/-
18	$3,90 \cdot 10^{10}$	0	+/-	40	0	$6,91 \cdot 10^8$	+
19	$4,18 \cdot 10^{10}$	0	+	41	0	$6,33 \cdot 10^8$	+/-
20	$2,09 \cdot 10^{10}$	$5,19 \cdot 10^8$	+	42	0	$6,62 \cdot 10^8$	+
21	$2,09 \cdot 10^{10}$	$4,03 \cdot 10^8$	+/-	43	0	$6,33 \cdot 10^8$	+/-
22	$2,09 \cdot 10^{10}$	$4,61 \cdot 10^8$	+/-				

Fettsäure und einem Fettsäureester grundsätzlich die gleichen Regeln gelten wie bei Gemischen aus zwei Fettsäuren oder aus zwei Fettsäureestern: zwei einzeln unterschwellige Konzentrationen können vereinigt ein überschwelliges Gemisch ergeben. Aus solchen Ergebnissen kann geschlossen werden, daß die Duftstoffe, die sich im Gemisch in ihrer Wahrnehmbarkeit ergänzen, nicht nur auf eine ganz bestimmte Klasse von chemischen Körpern beschränkt sind; ihre Grenzen müssen vielmehr weiter gezogen werden.

Daß diese gegenseitige Ergänzung aber nicht für alle Duftstoffe gilt, zeigt sich bei Versuchen mit Gemischen aus Buttersäure und α -Ionon. Diese beiden Stoffe sind sowohl in chemischer als auch in geruchlicher Hinsicht vollkommen voneinander verschieden. Nach den eben mitgeteilten Befunden wird man hier also nicht erwarten, daß sie im Gemisch hinsichtlich der Schwelle voneinander abhängig sind. Tab. 5 bestätigt dies.

Die Iononschwelle liegt knapp unter $8,97 \cdot 10^7$ (Nr. 5–8), die Buttersäureschwelle zwischen $4,86 \cdot 10^{10}$ und $5,40 \cdot 10^{10}$ (Nr. 24–26). Mit einem für sich allein überschwelligen Buttersäurereiz wurde ein knapp unterschwelliger Iononreiz wahrgenommen (Nr. 15 und 17), nicht dagegen mit einer ebenfalls knapp unterschwelligen Buttersäurekonzentration (Nr. 19 und 21). Daraus ist zu schließen, daß im Gemisch Buttersäure-Ionon beide Komponenten weit-

Tabelle 5
Versuche mit unterschwelligen Konzentrationen
von α -Ionen und n-Buttersäure als Duftgemische
Bezeichnungen wie in Tab. 2

Nr.	α -Ionen	Buttersäure	Reakt.	Nr.	α -Ionen	Buttersäure	Reakt.
1	$3,29 \cdot 10^7$	0	+/-	14	$5,44 \cdot 10^7$	$5,53 \cdot 10^{10}$	+/-
2	$4,60 \cdot 10^7$	0	+/-	15	$6,54 \cdot 10^7$	$6,64 \cdot 10^{10}$	+
3	$9,96 \cdot 10^7$	0	+	16	$6,54 \cdot 10^7$	$5,11 \cdot 10^{10}$	+/-
4	$9,96 \cdot 10^7$	0	+	17	$6,54 \cdot 10^7$	$5,62 \cdot 10^{10}$	+
5	$8,64 \cdot 10^7$	0	+/-	18	$9,81 \cdot 10^7$	$3,07 \cdot 10^{10}$	+/-
6	$9,30 \cdot 10^7$	0	+	19	$11,99 \cdot 10^7$	$3,07 \cdot 10^{10}$	+
7	$8,97 \cdot 10^7$	0	+	20	$10,90 \cdot 10^7$	$3,07 \cdot 10^{10}$	+/-
8	$8,64 \cdot 10^7$	0	+/-	21	$11,99 \cdot 10^7$	$3,07 \cdot 10^{10}$	+
9	$3,99 \cdot 10^7$	$2,27 \cdot 10^{10}$	+/-	22	0	$3,24 \cdot 10^{10}$	+/-
10	$3,99 \cdot 10^7$	$2,84 \cdot 10^{10}$	+/-	23	0	$2,70 \cdot 10^{10}$	+/-
11	$3,99 \cdot 10^7$	$3,69 \cdot 10^{10}$	+/-	24	0	$5,40 \cdot 10^{10}$	+
12	$4,08 \cdot 10^7$	$4,15 \cdot 10^{10}$	+/-	25	0	$4,86 \cdot 10^{10}$	+/-
13	$4,66 \cdot 10^7$	$4,74 \cdot 10^{10}$	+/-	26	0	$5,40 \cdot 10^{10}$	+

gehend unabhängiger hinsichtlich der Riechschwelle sind als die Gemische von Fettsäuren oder Fettsäureestern.

Aus den mitgeteilten Befunden lassen sich einige Folgerungen ziehen, die als Bestätigung der Ergebnisse beim Hund (NEUHAUS 1956a) gelten können. Die Schwellenkonzentration eines Gemisches aus zwei chemisch und geruchlich ähnlichen Stoffen ist, wenn man alle Duftmoleküle zusammenzählt, wesentlich niedriger als die Summe der Schwellenkonzentrationen der einzeln dargebotenen Duftstoffe. Sie überschreiten, wenn einer der Duftstoffe in inapp unterschwelliger Konzentration vorhanden ist, nur wenig diese Einzelschwelle. Ein Gemisch aus zwei chemisch und geruchlich verschiedenen Stoffen dagegen hat eine Schwelle, die der Summe der einzelnen Schwellenkonzentrationen nahekommt oder gleich ist. Andere Duftpaare nehmen eine Mittelstellung ein: auch bei ihnen ist die Schwellenkonzentration des Gemisches noch merklich niedriger als der Summe der Einzelschwellen entsprechen würde. Die Charakterisierung von Duftstoffen als „ähnlich“ und „verschieden“ erlaubt keine sichere Zuordnung. Eine genauere und gesicherte Bestimmung ist auf Grund hier mitgeteilter Ergebnisse nicht möglich; jedoch könnte der Vergleich von Schwellenwerten für Duftgemische mit den entsprechenden Einzelschwellen eine geeignete quantitative Methode zur Überprüfung der Gültigkeit der verschiedenen schon vorgeschlagenen Geruchsklassifikationen darstellen. Besonders zu wünschen wäre die Anwendung dieser Methode zur weiteren Überprüfung eines neuen Klassifikationsversuches, der bereits oben besprochenen AMOORESchen Stereochemischen Theorie der Olfaktion.

Sicher ist es bei der Darstellung der quantitativen Beziehungen solcher Duftmischungen erstrebenswert, die etwas umständlichen Angaben über die Molekülzahl zu umgehen, ohne dabei an Genauigkeit zu verlieren. Dies läßt sich durch die Einführung des Begriffes Olfaktie nach ZWAARDEMAKER zu einem gewissen Grad erreichen. Eine Olfaktie kennzeichnet den für den jeweiligen Duftstoff geltenden Schwellenwert. In Abb. 13 sind die Mischverhält-

nisse von n-Buttersäure und Propionsäure von Tab. 2 in Olfaktien ausgedrückt. Sie zeigt, wie — bei einem gleichbleibendem Propionsäurewert von 0,34 Olfaktien — die Konzentration von Buttersäure solange verändert wird, bis die Schwellenkonzentration für das Gemisch erreicht ist. Die dazu nötige Buttersäuremenge entspricht 0,7 Olfaktien (Nr. 16 und 18). Die Summe für das Gemisch ergibt einen Wert von 1,04 Olfaktien: es hat eine einfache Addition stattgefunden.

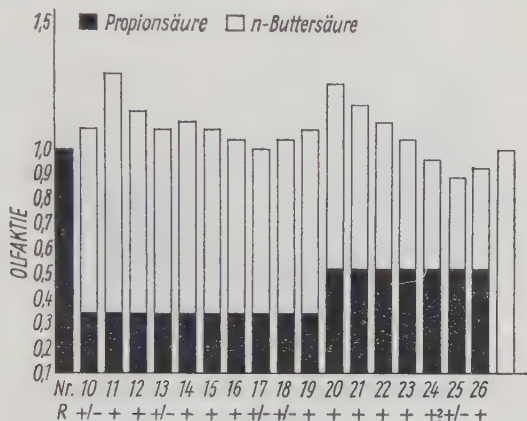


Abb. 13. Mischverhältnisse von Propionsäure und n-Buttersäure, in Olfaktien ausgedrückt (s. Text)

Erhöhung der Konzentration von Propionsäure auf 0,52 Olfaktien vermindert die zur Wahrnehmung des Duftgemisches nötige Konzentration von Buttersäure auf 0,41 Olfaktien: dies ergibt bei Addition für das Gemisch einen Wert von 0,93 Olfaktien. Auch diese Verhältnisse demonstrieren — so genau es unter experimentellen Bedingungen möglich ist — das Phänomen einfacher Addition bei Duftgemischen aus homologen Fettsäuren. Die gleichen Zusammenhänge sind in Abb. 14 für Äthylcaprinat und Äthylundecylat, entsprechend den in Tab. 3 zusammengefaßten Ergebnissen, dargestellt. Hier wird eine Konzentration von 0,33 Olfaktien Äthylcaprinat durch Zusatz von 0,78 Olfaktien Äthylundecylat (Nr. 19, 21 und 23) überschwellig. Addiert ergibt sich ein Wert von 1,11 Olfaktien. Bei 0,66 Olfaktien Äthylcaprinat sind nur 0,48 Olfaktien Äthylundecylat für eine Duftwahrnehmung nötig (Nr. 26 und 28), das bedeutet bei Addition einen Wert von 1,14 Olfaktien. Auch für Fettsäureester ist hiermit die Fähigkeit der Addition unterschwelliger Konzentrationen gezeigt, wenn auch hier die Summe der Olfaktien etwas höher liegt als bei Fettsäuren.

Die Ergebnisse für ein Gemisch aus Buttersäure und Äthylundecylat jedoch zeigen die Tendenz zu unvollständiger Addition. Dies veranschaulicht Abb. 15, die die Versuchsergebnisse in Tab. 4 wiedergibt. Wenn z. B. im Gemisch Buttersäure in einer Menge von 0,50 Olfaktien vorhanden ist, ist die Riechschwelle bei Zugabe von 0,78 Olfaktien Äthylundecylat erreicht (Nr. 20 und 23). Dies würde bei Addition einen Wert von 1,38 Olfaktien ergeben. Bei

0,33 Olfaktien Buttersäure wird die Schwelle des Gemisches mit 0,96 Olfaktien Äthylundecylat erreicht (Nr. 28 und 31), das sind zusammen 1,29 Olfaktien. In einem Fall, bei 0,66 Olfaktien Buttersäure wird im Gemisch mit 0,39 Olfaktien Äthylundecylat ein Duft wahrgenommen (Nr. 37); dies entspricht einem Wert von 1,05 Olfaktien. Hier liegt der gefundene Wert den Ergebnis-

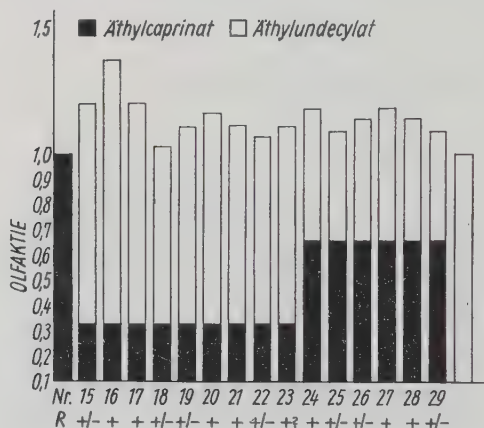


Abb. 14. Mischverhältnisse von Äthylcaprinat und Äthylundecylat, in Olfaktien ausgedrückt (s. Text)

sen für Gemische aus zwei Fettsäuren oder aus zwei Estern näher. Alle anderen Werte jedoch scheinen zu zeigen, daß die Summe der Olfaktien für ein Gemisch aus Fettsäure und Ester über 1 liegt, d. h., daß keine vollständige Addition stattfindet. Auch NEUHAUS (1956a) fand in seinen Untersuchungen über die Riechschwellen von Duftgemischen beim Hund einen etwas höheren Olfaktiewert für ein Gemisch Fettsäure-Fettsäureester (Buttersäure + Heptylsäureäthylester) als für ein Gemisch aus zwei Fettsäuren. Während die

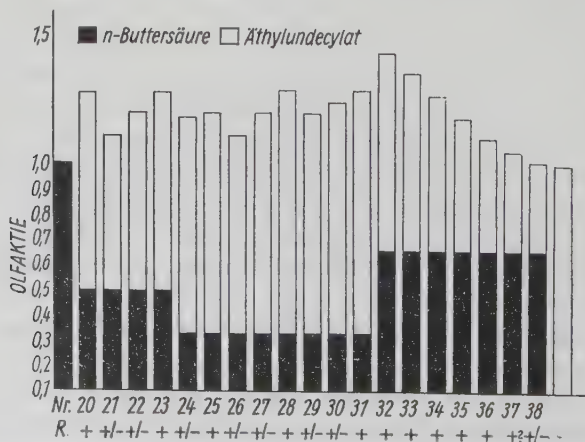


Abb. 15. Mischverhältnisse von n-Buttersäure und Äthylundecylat, in Olfaktien ausgedrückt (s. Text)

Werte für die Fettsäurepaare Buttersäure-Isovaleriansäure und Buttersäure-Caprönsäure zwischen 0,95 und 1,1 Olfaktien lagen, erhielt NEUHAUS für ein Buttersäure-Heptylsäureäthylester-Gemisch Werte um 1,2 Olfaktien. Die in den vorliegenden Untersuchungen beim Menschen ermittelten Werte liegen zwischen 0,93 und 1,04 Olfaktien für Gemische zweier Fettsäuren (Butter-

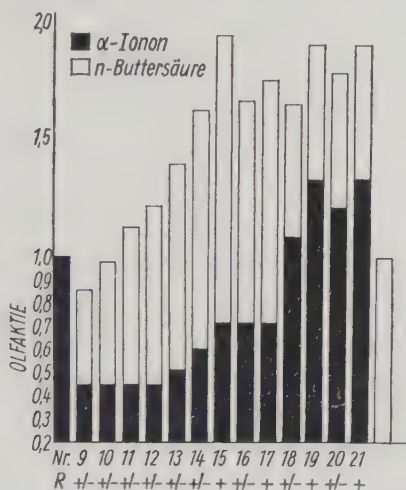


Abb. 16. Mischverhältnisse von α -Ionen und n-Buttersäure, in Olfaktien ausgedrückt (s. Text)

säure + Propionsäure), zwischen 1,11 und 1,14 Olfaktien für Gemische zweier Fettsäureester (Äthylcaprinat und Äthylundecylat) und zwischen 1,05 und 1,38 Olfaktien für Gemische aus einer Fettsäure und einem Fettsäureester (Buttersäure + Äthylundecylat). Die Bestimmung im Verhalten dieser Duftstoffe beim Hund und beim Menschen erlaubt die Annahme, daß beide im Prinzip ähnliche Einrichtungen zur Unterscheidung der Gerüche besitzen. Es sind jedoch weitere Untersuchungen mit Kombinationen anderer, einander chemisch und qualitativ ähnlicher Verbindungen nötig, bevor über diese Fragen endgültige Aussagen gemacht werden können.

Eine andere augenfällige Ähnlichkeit zeigen die Mischverhältnisse von Buttersäure und α -Ionon beim Menschen und beim Hund. Abb. 16 gibt die in Tab. 5 zusammengestellten Ergebnisse in Olfaktien an. Das Gemisch Buttersäure-Ionon ergibt nur dann eine Duftwahrnehmung, wenn zumindest eine der beiden Komponenten in Mengen über 1 Olfaktie vorhanden ist (Nr. 17, 19, 21). Die gefundenen Werte für das Gemisch liegen zwischen 1,76 und 1,91 Olfaktien — in Übereinstimmung mit dem von NEUHAUS beim Hund festgestellten Wert von 1,8 Olfaktien. Diese Ergebnisse bestätigen wiederum, daß bei einem Duftgemisch aus gänzlich voneinander verschiedenen Stoffen wie Buttersäure und α -Ionon die Komponenten voneinander unabhängige Eigenschaften zeigen.

Wenn alle Duftstoffe — wie im Gemisch Buttersäure-Ionon — in Mischungen unabhängig voneinander reagiert hätten, dann könnte geschlossen wer-

den, daß jeder Reiz nur auf eine bestimmte Rezeptorenart einwirkt, daß es eine strenge Spezifität der einzelnen Riechrezeptoren für einen bestimmten Duftstoff gibt. Da es aber nach diesen, sowie nach den von NEUHAUS beim Hund durchgeführten Untersuchungen alle Übergänge von der deutlichen Abhängigkeit der Schwellenkonzentration eines Duftpaares bis zur Unabhängigkeit voneinander gibt, wie die Versuche mit den Duftpaaren Buttersäure-Äthylundecylat und Buttersäure-Ionon zeigen, ist eine solche Vorstellung von der strengen Spezifität der einzelnen Riechrezeptoren unwahrscheinlich. Auch in Anbetracht der großen Zahl von verschiedenen Duftstoffarten sowie auf Grund der oben erwähnten Ergebnisse anderer Untersucher liegt diese Annahme sehr fern.

IX. Die periphere Analyse von Geruchsqualitäten

Die vorwiegend beachtete Hypothese einer eng begrenzten Zahl von Rezeptorklassen, wobei jeder Rezeptor durch mehrere Duftstoffe erregbar ist, vermag die Beobachtungen an Mischdüften zwanglos zu deuten. Diese Auffassung entspricht auch der olfaktorischen Informationstheorie von HAINER, EMSLIE und JACOBSON (1954). Nach histologischen Befunden von LE GROS CLARK und WARWICK (1946) und von ALLISON und WARWICK (1949) am Riechorgan des Kaninchens berechneten sie, daß zu 50 Millionen Riechzellen einer Nasenhälfte des Kaninchens 1900 Glomeruli und 45 000 Mitralzellen im Bulbus olfactorius gehören, so daß auf eine Mitralzelle im Durchschnitt etwa 1100 Riechzellen, auf einen Glomerulus 24 Mitralzellen und etwa 26 000 Riechzellen entfallen. Entsprechend der Zahl von 24 Mitralzellen je Glomerulus nehmen sie 24 Riechzellenklassen an, so daß in einem Glomerulus alle Riechzellenklassen vertreten sind und zu einer Mitralzelle nur Riechzellen einer Klasse gehören. Weiter soll jede Riechzelle auf Reizung durch verschiedene Duftstoffe ansprechen und jeder Duftstoff mehrere Riechzellenklassen in spezifischer Kombination erregen, wie in Abb. 17 veranschaulicht. Die Bezeichnungen „ $\times$ “ und „ $\circ$ “ stellen die ersten zwölf „digits“ des „24-Digitalkode“ in den Zellen des zweiten Neurons dar. Die Bezeichnungen „ $\times$ “ bedeuten Impulse, „ $\circ$ “ keine Impulse (Alles oder Nichts).

Unsere Versuche mit Duftgemischen können danach folgendermaßen erklärt werden: wenn bei einer Reizung mit dem Duftstoff A und dem Duftstoff B eine größere Anzahl gleicher Rezeptoren erregt wird, so wird eine Addition unterschwelliger Konzentrationen resultieren (z. B. bei Buttersäure und Propionsäure). Ein Duftstoff C jedoch, der weniger Rezeptoren mit A und B gemeinsam besitzt, kann im Gemisch mit einem dieser Stoffe eine unvollständige Addition bewirken (z. B. Äthylundecylat). Schließlich kann ein Duftstoff D überhaupt keine Rezeptoren mit den drei anderen Substanzen gemeinsam haben und sich infolgedessen in Gemischen mit je einem dieser drei Stoffe völlig unabhängig verhalten (z. B. α -Ionon). Durch verschiedene Kombination der 24 Sinneszellenklassen sind 16 Millionen (2^{24}) verschiedene Erregungsmuster, d. h. qualitativ verschiedene Reize möglich. Dies würde für die

Zahl der vom Menschen unterschiedenen Düfte sicher ausreichen. Jedoch gibt es bis jetzt keine experimentellen Beweise dafür, daß die Zahl der zu einem Glomerulus gehörigen Mitralzellen der Zahl der Riechzellenklassen entspricht.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A	○	○	○	○	○	○	○	×	×	○	○	○
B	○	○	○	×	○	×	×	×	×	○	○	○
C	○	○	○	○	○	○	○	×	×	×	○	×
D	○	×	○	○	×	○	○	○	○	○	×	○

Abb. 17. Ausschnitt aus dem 24-Digitalkode nach HÄLNER u. a. (1954) mit einem Erregungsmuster für vier Duftstoffe A, B, C und D (s. Text)

Nach dieser Vorstellung wird für die Erregung einer Riechzelle nur eine Stufe mit einem entsprechenden Impuls angenommen (Alles oder Nichts). Es wäre aber auch möglich, daß die Duftstoffe auf die Rezeptoren 3, 4, 6, 8, 9 usw. in verschieden starker Weise einwirken, wie v. SKRAMLIK schon 1926 annahm. Unter diesen Bedingungen müßte natürlich oft der Fall eintreten, daß die Rezeptoren, die durch verschiedene Riechstoffe in Erregungszustand versetzt werden, teilweise gleich sind, während die Intensität des Erregungszustandes der einzelnen betroffenen Empfangsapparate jeweils verschieden ist. Es würde also der eine Duftstoff die Empfänger 1, 2, 3, 4, 5 reizen, davon 1 am stärksten, während ein anderer 2 am stärksten und die anderen in schwächerem Maße affizieren würde. Nach dieser Hypothese könnte die Anzahl der Rezeptorenklassen geringer sein als 24, denn schon bei sechs oder sieben solcher Klassen wäre mit der Möglichkeit verschiedener Intensitätsabstufungen die Mannigfaltigkeit der empfundenen Gerüche sehr groß. Sie würde weiter gesteigert durch die Annahme von GESTELAND u. a. (1963), daß auf einer Sinneszelle mehrere Rezeptoren liegen, sowie durch den von SCHNEIDER, LACHER und KAISLING (1964) erbrachten Nachweis, daß die Ruheentladung einer Sinnesnervenzelle durch einen Duftstoff entweder gesteigert, unterdrückt oder nicht beeinflußt werden kann.

Die experimentellen Befunde von NEUHAUS (1956b) scheinen die Vorstellung, daß eine Rezeptorenart durch mehrere Geruchsstoffe erregt werden kann, zu unterstützen. Er fand, daß der Hund ein Duftgemisch aus den Fettsäuren Propionsäure, Buttersäure, Isovaleriansäure und Caprylsäure von einem Gemisch, das noch zusätzlich Capronsäure enthält, unterscheiden kann, wobei die Konzentration der Capronsäure in bestimmten Fällen unter der Schwelle für diesen Stoff gelegen hat. Auch bei Darbietung eines Gemisches aus den heterogenen Duftstoffen Diacetyl, Eugenol, α -Ionon und Nerol fand NEUHAUS, daß eine verhältnismäßig niedrige Konzentration von Capronsäure, die jedoch in diesem Fall etwas höher als der Schwellenwert für diesen Stoff sein muß, zur Unterscheidung genügt. NEUHAUS erklärte diese Ergebnisse folgendermaßen: im Ausgangsgemisch der homologen Fettsäuren blieb die Zahl der Erregungsimpulse einiger Rezeptorenklassen so klein, daß sie nicht

zentralwärts weitergeleitet wurden. Mit dem Hinzutreten des neuen Duftstoffes wurden Rezeptoren aus einer oder mehrerer dieser Klassen so zahlreich angeregt, daß dann die Weiterleitung möglich wurde und damit das Erregungsmuster des Ausgangsgemisches sich änderte. Bei den heterogenen Gemischen gelang eine sichere Unterscheidung erst dann, wenn die Capronsäureschwelle überschritten war, wenn also eine genügend große Anzahl von Rezeptoren, die einer neuen Klasse angehören, erregt war. Auch die oben mitgeteilten Ergebnisse beim Menschen deuten auf eine solche ungleiche Erregung von mehreren Rezeptorklassen durch einen Duftstoff hin.

Wie diese Arbeit darzustellen versucht hat, ist der Nachweis von funktionell verschiedenen Rezeptorenarten von allergrößter Bedeutung für die Geruchsforschung. Eine Kenntnis dieser Zusammenhänge wäre die Grundlage für die Untersuchung der Geruchsqualitäten und würde so wesentlich zu einer brauchbaren Klassifikation der Duftstoffe beitragen. Sie wäre auch für die Klärung der bei der Reizung der Riechrezeptoren durch verschiedene Gerüche beteiligten Mechanismen von grundlegender Bedeutung. Bis mit Hilfe der Methoden der Mikroskopie, der Chemie und der Elektrophysiologie direkte Nachweise für die Diskrimination der Gerüche an den Rezeptoren erbracht werden können, ist zu hoffen, daß Untersuchungen dieser Art einen Beitrag zu unserer Kenntnis über die Perzeption der Gerüche bilden.

Literaturverzeichnis

- ADRIAN, E. D., The sense of smell. *Advances Sci.* **4**, 287—292, 1948.
- The electrical activity of the olfactory bulb. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **2**, 372—388, 1950a.
 - Sensory discrimination with some recent evidence from the olfactory organ. *Brit. Med. Bull.* **6**, 330—333, 1950b.
 - Sensory messages and sensation. The response of the olfactory organ to different smells. *Acta physiol. Scand.* **29**, 5—14, 1953.
 - The basis of sensation. Some recent studies of olfaction. *Brit. Med. J.* **1**, 287—290, 1954.
 - The action of the mammalian olfactory organ. *J. Laryng. Otol.*, London **70**, 1—14, 1956.
 - Des réactions électriques du système olfactif. *Actualités Neurophysiol.* **1**, 11—18 1959.
 - Opening address. In *Olfaction and Taste*. Y. Zotterman, Ed.: 1—4, Pergamon, Oxford 1963.
- ALLEN, W. F., Olfactory and trigeminal conditioned reflexes in dogs. *Amer. J. Physiol.* **118**, 532—540, 1937.
- Effect of ablating the pyriform-amygdaloid areas and hippocampi on positive and negative olfactory conditioned reflexes and on conditioned olfactory differentiation. *Amer. J. Physiol.* **132**, 81—92, 1941.
 - Fiber degeneration in Ammon's horn resulting from extirpations of the pyriform and other cortical areas and from transection of the horn at various levels. *J. Comp. Neurol.* Philadelphia **88**, 425—438, 1948.
- ALLISON, A. C., The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.* **28**, 195—244, 1953.
- ALLISON, A. C., and R. T. T. WARWICK, Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. *Brain* **72**, 186—197, 1949.
- ALLISON, V. C., and S. H. KATZ, An investigation of stench and odors for industrial purposes. *J. industr. Eng. Chem.* **2**, 336—338, 1919.
- AMOORE, J. E., The stereochemical specificities of human olfactory receptors. *Perfumery Essent. Oil Record* **43**, 321—324, 1952.
- Current status of the steric theory of odor. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **116**, 457—476, 1964.
- AMOORE, J. E., M. RUBIN and J. W. JOHNSTON jr., The stereochemical theory of olfaction. In *Special Suppl., Proc. Sci. Sect., Toilet Goods Assoc.* **37**, 1—47, 1962.
- ARONSOHN, ED., Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. *Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 321—357, 1886.
- BAILEY, E. H. S., and L. NICHOLS, The sense of smell. *Nature* **35**, 74, 1886.
- BAILEY, E. H. S., and L. M. POWELL, Some special tests in regard to the delicacy of the sense of smell. *Trans. Canad. Acad. Sci.* **9**, 100, 1884.
- BAKER, R. A., Critical evaluation of olfactory measurement. *J. Water Pollution Control Fed.* **34**, 582—591, 1962.
- Odor effects of aqueous mixtures of organic chemicals. *J. Water Pollution Fed.* **35**, 728—741, 1963.
- BATTISTON, M. N., Setting of an olfactometer. *Physics in Med. & Biol.* **7**, 93—104, 1962.
- BEDNÁR, M., and O. LANGFELDER, Über das intravenöse (hämogene) Riechen. *Mschr. Ohrenheilk.* **64**, 1133—1139, 1930.
- BEETS, M. G. J., Odor and molecular constitution. *Amer. Perfum.* **54**, 16—25, 1961.

- BEETS, M. G. J., A molecular approach to olfaction. In *Molecular Pharmacology*. E. J. Ariens, Ed., Academic, New York 1962a.
- Quelques aspects du problème de l'odeur. *Parf. Cosmet.* **5**, 1—19, 1962b.
- BEIDLER, L. M., Physiological problems in odor research. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, 52—57, 1954.
- BERG, H. W., R. M. PANGBORN, E. B. ROESSLER and A. D. WEBB, Influence of hunger on olfactory acuity. *Nature* **197**, 108, 1963.
- BEYER, H., Beitrag zur Frage der Parosmie. *Z. Psychol.* **35**, 50—61, 1904.
- BLOOM, G., Studies on the olfactory epithelium of the frog and the toad with the aid of light and electron microscopy. *Z. Zellforsch. mikroskop. Anat., Abt. Histochem.* **41**, 89—100, 1954.
- BLOOM, G., and H. ENGSTRÖM, The structure of the epithelial surface in the olfactory region. *Exp. Cell Res.* **3**, 699—701, 1952.
- BODIAN, D., The non-olfactory character of the hippocampus, as shown by experiments with poliomyelitis virus. *Anat. Rec., Philadelphia* **106**, 178, 1950.
- BRODAL, A., The hippocampus and the sense of smell. *Brain* **70**, 179—222, 1947.
- BRONSHTEIN, A. I., T. G. ANTONOVA, A. G. KAMENETSKAYA, N. N. LUPPOVA und V. A. SYTOVA, Über die Entwicklung der Analysierfunktionen bei Säuglingen und bei einigen Tieren in frühen Stadien der Ontogenese (in russischer Sprache). In *Problemy evolyutaii fiziologicheskikh funktsii*, Akademiya Nauk SSSR, Moskau/Leningrad 1958.
- BROWN, C. W., and E. E. GHISELLI, Subcortical mechanisms in learning. *J. Comp. Psychol., Baltimore* **26**, 109—120, 1938.
- CAJAL, S. RAMÓN Y, *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*, vol. 1 and 2, Maloine, Paris 1911.
- CASTELLO, R., Effetti della neurotossicità da streptomicina e diidrostreptomicina sulla funzione olfattiva. *Minerva otorinolaring.*, Torino **6**, 129—135, 1956.
- CHEESMAN, G. H., and S. MAYNE, The influence of adaptation in absolute threshold measurements for olfactory stimuli. *Quart. J. Exper. Psychol., Cambridge* **5**, 22—30, 1953.
- CHEESMAN, G. H., and M. J. TOWNSEND, Further experiments on the olfactory thresholds of pure chemical substances, using the "sniff-bottle method". *Quart. J. Exper. Psychol., Cambridge* **8**, 8—14, 1956.
- CLARA, M., *Das Nervensystem des Menschen*, 2. Aufl., Barth, Leipzig 1953.
- CLEMENTE, J. M., Los excitantes inadecuados de la olfación y su mecanismo de percepción. *Rev. españ. oto-neuro-oftalm.* **56**, 265—284, 1951.
- CLOQUET, H., *Ophrésiologie*. Paris 1921.
- DAVIES, J. T., The mechanism of olfaction. *Symp. Soc. exp. Biol.* **16**, 170—179, 1962.
- DAVIES, J. T., and F. H. TAYLOR, The role of adsorption and molecular morphology in olfaction: the calculation of olfactory thresholds. *Biol. Bull., Woods Hole* **117**, 222—238, 1959.
- DI MATTEI, E., La sensibilità nei fanciulli in rapporto al sesso ed all'età. *Arch. psichiatr.* **22**, 207, 1910.
- DISHER, D. R., The reactions of newborn infants to chemical stimuli administered nasally. In *Studies of Infant Behavior*. F. C. Dockeray, Ed.: 1—52, Ohio State Univ. Press, Columbus 1934.
- DISHOECK, H. A. E., VAN, and N. VERSTEEG, On the problem of haematogenic olfaction. *Acta oto-laryng.*, Stockholm **47**, 396—401, 1957.
- DOGIEL, A., Über den Bau des Geruchsorganes bei Fischen und Amphibien. *Biol. Zbl.* **6**, 428—431, 1886.
- DOSTAL, B., Riechfähigkeit und Zahl der Riechsinneselemente bei der Honigbiene. *Z. vgl. Physiol.* **41**, 179—203, 1958.
- DRAVNIKS, A., Physiochemical basis of olfaction. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **116**, 429—439, 1964.
- ELSBURG, C. A., The sense of smell. VIII. Olfactory fatigue. *Bull. neurol. Inst. N. Y.* **4**, 479—495, 1935.

- ELSBERG, C. A., Newer aspects of olfactory physiology and their diagnostic applications. *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago **37**, 223—236, 1937.
- ELSBERG, C. A., E. D. BREWER and I. LEVY, The sense of smell. V. The relative importance of volume and pressure of the impulse for the sensation of smell and the nature of the olfactory process. *Bull. neurol. Inst. N. Y.* **4**, 264—269, 1935.
- ELSBERG, C. A., and I. LEVY, The sense of smell. I. A new and simple method of quantitative olfactometry. *Bull. Neurol. Inst. N. Y.* **4**, 5—19, 1935.
- ENGEL, T., Effect of practice and instruction on olfactory thresholds. *Perceptual & Motor Skills* **10**, 195—198, 1960.
- ENGEL, T., L. P. LIPSITT and H. KAYE, Olfactory responses and adaptation in the human neonate. *J. Comp. Psychol.*, Baltimore **56**, 73—77, 1963.
- ENGSTRÖM, H., and G. BLOOM, The structure of the olfactory region in man. *Acta otolaryng.*, Stockholm **43**, 11—21, 1953.
- FABRICANT, N. D., Sexual functions and the nose. *Amer. J. med. Sci.* **239**, 498—502, 1960.
- FURCHTGOTT, E., and M. P. FRIEDMAN, The effects of hunger on taste and odor R.Ls. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **53**, 576—581, 1960.
- GARBINI, A., Intorno al minimum percettibile di odore. *Mem. ac. d'agric., arti e commercio* **68**, 85, 1892.
- GASSER, H. S., Olfactory nerve fibres. *J. Gen. Physiol.* **39**, 473—496, 1956.
- GEREBTZOFF, M. A., L'olfaction. Structure de l'organe olfactif et mécanisme de l'olfaction. *J. physiol.*, Paris **45**, 247—283, 1953.
- GESTELAND, R. C., J. Y. LETVIN, W. H. PITTS and A. ROJAS, Odor specificities of frog's olfactory receptors. In *Olfaction and Taste*. Y. Zotterman, Ed.: 19—44, Pergamon, Oxford 1963.
- GOETZL, F. R., and F. STONE, Diurnal variations in acuity of olfaction and food intake. *Gastroenterology* **9**, 444—453, 1947.
- The influence of amphetamine sulfate upon olfactotry acuity and appetite. *Gastroenterology* **10**, 708—713, 1948.
- GRUCH, W., Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. *Zool. Jb. (Physiol.)* **67**, 65—80, 1957.
- GUADAGNI, D. G., R. G. BUTTERY, S. OKANO and H. K. BURR, Additive effect of sub-threshold concentrations of some organic compounds associated with food aromas. *Nature* **200**, 1288—1289, 1963.
- GUILD, A. A., Olfactory acuity in normal and obese human subjects: diurnal variations and the effect of d-amphetamine sulphate. *J. Laryng.* **70**, 408—414, 1956.
- GUILLOT, M., Sur quelques caractères des phénomènes d'anosmie partielle. *C. R. Soc. Biol.* **142**, 161—162, 1948a.
- Physiologie des sensations. Anosmies partielles et odeurs fondamentales. *C. R. Acad. Sci.* **226**, 1307—1309, 1948b.
- Anosmies et parosmies individuelles spécifiques. *Recherches* **3**, 26—31, 1963.
- Aspect pharmacodynamique de quelques problèmes liés à l'olfaction. *Actualités pharmacol.* **9**, 21—34, 1956.
- GUILLOT, M., et A. FIEHRER, Folliculine et olfaction. *C. R. Soc. Biol.* **148**, 922—923, 1949.
- GUNDLACH, R. H., and G. KENWAY, A method for the determination of olfactory thresholds in humans. *J. Exper. Psychol.*, Cambridge **24**, 192—201, 1939.
- HAINER, R. M., A. G. EMSLIE and A. JACOBSON, An information theory of olfaction. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, 158—174, 1954.
- HAMILTON, J. B., Changes in nasal mucosa of monkeys (*Macaca rhesi*) and humans by male hormone substances. *Proc. Soc. Exper. Biol.*, N. Y. **37**, 366—369, 1937.
- HAMMER, F. J., The relation of odor, taste, and flicker-fusion thresholds to food intake. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **44**, 403—411, 1951.
- HELMHOLTZ, H., Die Lehre von den Tonempfindungen. *Physiologische Grundlage für die Theorie der Musik*. Braunschweig 1863.
- HENNING, H., *Der Geruch*, 2. Aufl., Barth, Leipzig 1924.

- HESS, W. R., und H. R. MÜLLER, Schnupperbewegungen als zentrale Reizeffekte. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **4**, 339—345, 1948.
- HOFMANN, F. B., Zur Theorie des Geruchssinnes. *Marburger Sitzungsber. Ges. Beförd. Naturwiss.* **3**, 47, 1918a.
- Über Geruchsstörungen nach Katarrhen der Nasenhöhle. *Münch. med. Wschr.* **65**, 1369—1370, 1918b.
- Zur Theorie des Geruchssinnes. I. Parosmie-Studien. *Z. Biol.* **73**, 29—66, 1921.
- HOLMQUIST, B., and D. H. INGVAR, Effects of short chain fatty acid anions upon cortical blood flow and EEG in cats. *Experientia* **15**, 331—333, 1957.
- HOPKINS, A. E., The olfactory receptors in vertebrates. *J. Comp. Neurol., Philadelphia* **41**, 253—289, 1926.
- JANOWITZ, H. D., and M. I. GROSSMAN, Gusto-olfactory thresholds in relation to appetite and hunger sensations. *J. Appl. Physiol., Washington* **2**, 217—222, 1950.
- JEROME, E. A., Olfactory thresholds measured in terms of stimulus pressure and volume. *Arch. Psychol., N. Y.* **39**, 5—44, 1942.
- JONES, F. N., The reliability of olfactory thresholds obtained by sniffing. *Amer. J. Psychol.* **68**, 289—290, 1955.
- JONES, F. N., and M. H. JONES, Modern theories of olfaction: A critical review. *J. Psychol.* **36**, 207—241, 1953.
- KERKA, W. F., and C. M. HUMPHREYS, Temperature and humidity effect on odor perception. *Heating, Piping & Air Conditioning* **28**, 129—136, 1956.
- KIRK, R. L., and N. S. STENHOUSE, Ability to smell solutions of potassium cyanide. *Nature* **171**, 698—699, 1953.
- KOLB, A., und W. PISKER, Über das Riechepithel einiger einheimischer Fledermäuse. *Z. Zellforsch.* **63**, 673—681, 1964.
- KOLMER, W., Geruchsorgan. In *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen*. W. v. Möllendorf, Hrsg. **3**, 192—249. Springer, Berlin 1927.
- KOMURO, K., Le minimum perceptible de l'odorat dans une enceinte absolument inodore (Camera indodorata). *Arch. néerl.* **6**, 20—24, 1922.
- KRIES, J. VON, Allgemeine Sinnesphysiologie. Vogel, Leipzig 1923.
- KRUSHINSKY, L. V., und D. A. FLESS, Künstliche Steigerung der Riechschärfe bei dressierten Hunden (in russischer Sprache). *Zh. vyss. nerv. Deyat. Pavlova* **9**, 284—290, 1959.
- KUEHNER, R. L., Humidity effects on the odor problem. *Heating, Piping & Air Conditioning* **27**, 155—158, 1955.
- LAFFORT, P., Essai de standardisation des seuils olfactifs humains pour 192 corps purs. *Arch. Sci. physiol.* **17**, 75—105, 1963.
- LE GROS CLARK, W. E., The projection of the olfactory epithelium on the olfactory bulb in the rabbit. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* **14**, 1—10, 1951.
- Observations on the structure and organization of olfactory receptors in the rabbit. *Yale J. Biol.* **29**, 83—95, 1956.
- LE GROS CLARK, W. E., and M. MEYER, The terminal connexions of the olfactory tract in the rabbit. *Brain* **70**, 304—328, 1947.
- LE GROS CLARK, W. E., and R. T. T. WARWICK, The pattern of olfactory innervation. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* **9**, 101—112, 1946.
- LE MAGNÉN, J., Travaux récents sur les sensibilités chimiques. *L'Amée Psychol.* **47/48**, 247—254, 1946/47.
- Analyse d'odeurs complexes et homologues par fatigue. *C. R. Acad. Sci.* **226**, 753—754, 1948.
- Étude d'un phénomène de sensibilisation olfactive. *C. R. Acad. Sci.* **228**, 122—124, 1949a.
- Variations spécifiques des seuils olfactifs chez l'homme sous actions androgène et oestrogène. *C. R. Acad. Sci.* **228**, 947—948, 1949b.
- L'olfaction. Le fonctionnement olfactif et son intervention dans les régulations psychophysiologiques. *J. physiol., Paris* **45**, 285—326, 1953.

- LINNÉ, K. v., *Amoenitates academicae* **3**, 195, 1756.
- LIPSITT, L. P., T. ENGEN and H. KAYE, Developmental changes in the olfactory threshold of the neonate. *Child Developm.*, Baltimore **34**, 371—376, 1963.
- LORENZO, A. J. DE, Electron microscope observations on the olfactory mucosa and olfactory nerve. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **3**, 839—850, 1957.
- Electron microscopy of the olfactory and gustatory pathways. *Ann. Oto-Laryng.* **69**, 410—420, 1960.
- LUCIANI, L., und G. SEPELLI, Die Functions-Localisation auf der Großhirnrinde, S. 164. Leipzig 1886.
- MACKENZIE, M., Die Krankheiten des Halses und der Nase, Vol. 1 u. 2. Berlin 1884.
- MARCO, J., H. MORERA and J. A. GIMENEZ, Olfaction in laryngectomized patients. *Acta oto-laryng.*, Stockholm **46**, 114—126, 1956.
- MITSUMOTO, T., Olfaktometrische Untersuchungen. *Z. Sinnesphysiol.* **57**, 144—165, 1926.
- MONCRIEFF, R. W., *The Chemical Senses*; 2. Aufl. Leonard Hill, London 1951.
- The characterization of odours. *J. Physiol.*, London **125**, 453—465, 1954.
- The sorptive properties of the olfactory membrane. *J. Physiol.*, London **130**, 543—558, 1955.
- Olfactory adaptation and odour likeness. *J. Physiol.*, London **133**, 301—316, 1956.
- Olfactory adaptation and odor-intensity. *Amer. J. Psychol.* **70**, 1—20, 1957.
- MORIMURA, S., Untersuchung über den Geruchssinn. *Tohoku J. Exper. Med.* **22**, 417—448, 1933/34.
- MORRILL, A. D., The innervation of the olfactory epithelium. *J. Comp. Neurol.*, Philadelphia **8**, 180—182, 1898.
- MORTIMER, H., R. P. WRIGHT, C. BACHMAN and J. B. COLLIP, Effect of oestrogenic hormone administration upon nasal mucous membrane of the monkey (*Macaca mulatta*). *Proc. Soc. Exper. Biol.*, N. Y. **34**, 535—538, 1936a.
- MORTIMER, H., R. P. WRIGHT and J. B. COLLIP, The effect of the administration of oestrogenic hormones on the nasal mucosa of the monkey (*Macaca mulatta*). *Canad. med. Ass. J.* **35**, 503—513, 1936b.
- The effect of oestrogenic hormones on the nasal mucosa; their role in the naso-sexual relationship; and their significance in clinical rhinology. *Canad. Med. Ass. J.* **35**, 615—621, 1936c.
- MOULTON, D. G., and D. TUCKER, Electrophysiology of the olfactory system. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **116**, 380—428, 1964.
- MOZELL, M. M., Electrophysiology of the olfactory bulb. *J. Neurophysiol.*, Springfield **21**, 183—196, 1958.
- Olfactory discrimination: Electrophysiological spatiotemporal basis. *Science* **143**, 1336—1337, 1964.
- MOZELL, M. M., and C. PRAFFMANN, The afferent neural process in odor perception. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, 96—108, 1954.
- MÜLLER, J., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere nebst einem Versuch über die Bewegungen der Augen und über den menschlichen Blick. Leipzig 1826.
- MULLINS, L. J., Olfaction. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **62**, 247—276, 1955.
- MYZNIKOV, N. M., Die Differenzierungsfähigkeit beim Fährtenhund und Methoden zu ihrer Verbesserung (in russischer Sprache). *Zh. vyss. nerv. Deyat. Pavlova* **8**, 742—750, 1958.
- NADER, J. S., Current techniques of odor measurement. *A. M. A. Arch. Industr. Health* **17**, 537—541, 1958.
- NAGEL, W. A., Über Mischgerüche und die Komponentengliederung des Geruchssinnes. *Z. Psychol.* **15**, 82—101, 1897.
- NAWAR, W. W., and I. S. FAGERSON, Direct gas chromatographic analysis as an objective method of flavor measurement. *Food Technol.* **16**, 107—109, 1962.

- NEUHAUS, W.: Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. *Z. vergl. Physiol.* **35**, 527—552, 1953.
- Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. *Z. vergl. Physiol.* **37**, 234—252, 1955a.
 - Die Form der Riechzellen des Hundes. *Naturwiss.* **12**, 374—375, 1955b.
 - Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 238—258, Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956a.
 - Die Unterscheidungsfähigkeit des Hundes für Duftgemische. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 27—43, 1956b.
 - Die Veränderung der Riechschärfe des Hundes durch orale Duftstoffgaben. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 221—241, 1958.
- OTTOLENGHI, S.: L'olfatto nella donna. *Riv. Psicol. Psichiatri. Neuropat.* **2**, 122—125, 1898.
- OTTOSON, D.: Analysis of the electrical activity of the olfactory epithelium. *Acta physiol. Scand.* **35** (Suppl. 122), 1—83, 1956.
- Generation and transmission of signals in the olfactory system, In *Olfaction and Taste*. Y. Zotterman, Ed.: 35—44. Pergamon, Oxford 1963a.
 - Some aspects of the function of the olfactory system. *Pharmacol. Rev.*, Baltimore **15**, 1—42, 1963b.
- OUGH, C. S., and H. STONE. An olfactometer for rapid and critical odor measurement. *J. Food Sci.* **26**, 452—456, 1961.
- PANGBORN, R. M., H. W. BERG, E. B. ROESSLER and A. D. WEBB. Influence of methodology on olfactory response. *Perceptual & Motor Skills* **18**, 91—103, 1964.
- PASSY, J.: Forme periodique du pouvoir odorant dans la serie grasse. *C. R. Acad. Sci.* **116**, 1007—1010, 1893.
- Revue générale sur les sensations olfactives. *L'Année Psychol.* **2**, 363—410, 1896.
- PATTERSON, P. M., and B. A. LAUDER. Incidence and probable inheritance of "smell blindness" to normal butyl mercaptan. *J. Heredity* **39**, 295—297, 1948.
- PRATT, K. C.: The neonate. In *Manual of Child Psychology*. L. Carmichael, Ed.: 215—291. Wiley, New York 1954.
- PRATT, K. C., A. K. NELSON and K. H. SUN. The behavior of the newborn infant. *Ohio State Univ. Stud., Contr. Psychol.*, No. 10, 1930.
- READ, E. A.: A contribution to the knowledge of the olfactory apparatus in dog, cat, and man. *Amer. J. Anat.* **8**, 17—47, 1908.
- REUTER, F.: Beiträge zur Untersuchung des Geruchssinnes. *Z. klin. Med.* **22**, 114, 1893.
- RIOCH, D. McK., and C. BRENNER. Experiments on the striatum and rhinencephalon. *J. Comp. Neurol.*, Philadelphia **68**, 491—507, 1938.
- ROSEN, A. A., J. B. PETER and F. M. MIDDLETON. Odor thresholds of mixed organic chemicals. *J. Water Pollution Control Fed.* **34**, 7—14, 1962.
- SCHIRMER. Über Geruchsstörungen nach Katarrhen der Nasenhöhle. *Münch. med. Wschr.* **66**, 214, 1919.
- SCHNEIDER, D., V. LACHER und K. E. KAISSLING. Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). *Z. vergl. Physiol.* **48**, 632—662, 1964.
- SCHNEIDER, R. A., J. P. COSTLOE, R. P. HOWARD and S. WOLF. Olfactory perception thresholds in hypogonadal women. Changes accompanying administration of androgen and oestrogen. *J. Clin. Endocr. Springfield* **18**, 379—390, 1958.
- SCHNEIDER, R. A., and S. WOLF. Olfactory perception thresholds for citral utilizing a new type olfactorium. *J. Appl. Physiol.* **8**, 337—342, 1955.
- Relation of olfactory acuity to nasal membrane function. *J. Appl. Physiol.* **15**, 914—920, 1960.
- SCHULTZE, M.: Über die Endigungsweise der Geruchsnerven. *Monatsber. Akad. Wissensch. Berlin* 504—514, 1856.
- Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. *Abh. naturf. Gesell. Halle* **7**, 1—100, 1862.

- SCHWARZ, R., Über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **37**, 180—210, 1955.
- persönl. Mitt., 1964.
- SEYDELL, E. M., and W. P. MCKNIGHT, Disturbances of olfaction resulting from intranasal use of tyrothricin. *Arch. Otolaryng.*, Chicago **47**, 465—470, 1948.
- SKOUBY, A. P., and K. ZILSTORFF-PEDERSEN, The influence of acetyl-choline-like substances, menthol and strychnine on olfactory receptors in man. *Acta physiol. Scand.* **32**, 252—253, 1954.
- SKRAMLIK, E. v., Über das Verhalten des Geruchsinnes bei gleichzeitiger Einwirkung zweier Reize. *Klin. Wschr.* **2**, 1250—1253, 1923.
- Handbuch der Physiologie der niederen Sinne. Bd. I: Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes. Thieme, Leipzig 1926.
- Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. *Pflügers Arch. Physiol.* **249**, 702—716, 1948.
- SMITH, C. G., Incidence of atrophy of the olfactory nerves in man. *Arch. Otolaryng.* **34**, 533—539, 1941.
- Age incidence of atrophy of olfactory nerves in man. *J. Comp. Neurol.*, Philadelphia **77**, 589—595, 1942.
- STEFANINI, A., Sur la theorie de la perception des odeurs. *Arch. ital. Biol.* **74**, 8—17, 1924.
- STONE, H., Influence of temperature on olfactory sensitivity. *J. Appl. Physiol.*, Washington **18**, 746—751, 1963.
- STONE, H., C. S. OUGH and R. M. PANGBORN, Determination of odor differences thresholds. *J. Food. Sci.* **27**, 197—202, 1962.
- STUIVER, M., Biophysics of the sense of smell; *Naturwiss. Diss.*, Groningen 1958.
- SWANN, H. G., The function of the brain in olfaction. II. The results of destruction of olfactory and other nervous structures upon the discrimination of odors. *J. Comp. Neurol.*, Philadelphia **59**, 175—201, 1934.
- The function of the brain in olfaction. III. Effects of large cortical lesions on olfactory discrimination. *Amer. J. Physiol.* **111**, 257—262, 1935.
- TEMPLAAR, H. C. G., *Diss. Utrecht* **8**, 10—13, 1913; zit. nach LAFFORT, 1963.
- THOMPSON, H. B., Vergleichende Psychologie der Geschlechter. Würzburg 1905.
- TOULOUSE, E., et N. VASCHIDE, Mésure de l'odorat chez l'homme et chez la femme. *C. R. Soc. Biol.* **51**, 381, 1899a.
- Mésure de l'odorat chez les enfants. *C. R. Soc. Biol.* **51**, 487, 1899b.
- TUCKER, D., Physical variables in the olfactory stimulation process. *J. Gen. Physiol.* **46**, 453—489, 1963.
- VINNIKOV, Y. A., Bau des Riechorgans (in russischer Sprache). *Arkh. Anat. Gistol. Embriol.* **33**, 49—59, 1956.
- WENZEL, B. M., Techniques in olfactometry: A critical review of the last one hundred years. *Psychol. Bull.* **45**, 231—247, 1948.
- WOERDEMAN, H., L'influence de la température d'un gaz odorant sur la sensation olfactive. *Arch. néerl. physiol.* **19**, 88—93, 1934.
- YOUNG, T. H., On the theory of light and colours. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* **92**, 12, 1802.
- ZILSTORFF-PEDERSEN, K., Olfactory threshold determinations in relation to food intake. *Acta oto-laryng.*, Stockholm **45**, 85—90, 1955.
- ZWAARDEMAKER, H., Kompensation von Gerüchen mittels des Doppelriechmessers. *Fortschr. Med.* **14**, 481, 1889.
- Die Physiologie des Geruchs. Engelmann, Leipzig 1895.
- Geruch und Geschmack. In *Handbuch der physiologischen Methodik*. R. Tigerstedt, Hrsg. **3**, 46—108. Hirzel, Leipzig 1910.
- Odeur et chimisme. *Arch. néerl. physiol.* **6**, 336—354, 1921.
- Prüfung des Geruchsinnes und der Gerüche. In *ABDERHALDENS Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. Abt. 5, Teil 7, S. 455—522. Urban & Schwarzenberg, Berlin 1923.

Sachverzeichnis

- Acrylonitril 43
Adaptation 19—21, 41—42
—, heterologe 20
—, homologe 20
—, selektive 21, 38
—, Vorgang 20—21
Affektschwellen 37
Aldehyde 43
Alkohol, Riechleistung nach — 39
Ammoniak 41
Amphetamin, Riechschärfe nach — 35
Amylalkohol 21
Amylacetat 13, 14, 43
—, iso- 33
Androgene und Geruchsempfindlichkeit 40
Anisöl 41
Anosmie 18—19
— nach Influenza
—, partielle 18
—, Restitution 19
—, spezifische 19
— nach Streptomycin 40
— nach Tyrothricin 40
—, zeitweise 18
Area entorhinalis 9
— piriformis 12, 15
— präpiriformis terminalis 9
Arsenpräparate 38
Arzneimittel, Effekt auf Riechleistung 40
Asafoetida 41
Äther-Injektion 38
Äthyläther 14
— -Injektion 38
Äthylbutyrat 21
Äthylcaprinat 28, 30, 31, 45, 46, 49—51
Äthylundecylat 28, 31, 45—52
Atmung, Beeinflussung durch Geruchsstoffe 41
Azetophenon 43
Azetyl-beta-Methylcholin-Injektion 40
Azetylcholin-Injektion 40

Basalzellen 10
Benzol 14
bipolare Sinnesnervenzellen 10, 17
Bulbus olfactorius 9—11, 14, 16, 17, 21, 37
—, elektrische Aktivität 20—21
Butanol 43
Buttersäure 28, 30, 31, 36, 37, 39, 44—53
Butylmercaptan 43
bedingte Geruchsreflexe 14, 15, 16, 40

Capronsäure 53, 54
Caprylsäure 39, 53
Cital 14
Commissura anterior (Limbus anterior) 9, 12, 14, 15

Diazetyl 53
Differenzierung von Gerüchen 13—16
—, anterior-posterior 14
— beim Hund 22
—, lateral-medial 14
— beim Menschen 52—54
—, peripher 13—14, 21—22
—, subkortical 16
Digitalkode s. Informationstheorie
Druck des Duftreizes und Geruchsempfindlichkeit 34
Duftgemische 20
—, Schwellenwerte beim Hund 22
—, Schwellenwerte und -bestimmung beim Menschen 44—52
—, Verhalten 42—43
Duftmoleküle, Adsorption 12, 20, 34, 35
— als Antigen 39
—, Diffusion 10, 35
—, Lösung 13
—, Struktur 34

Einteilung der Gerüche s. Geruchsklassifikation
Elektroenzephalogramm 37
Elektro-Olfaktogramm 13
Elektrophysiologie 13, 21—22
—, Bulbus olfactorius 13, 21, 37
—, Sinneszellen 13, 21—22
Ermüdung s. Adaptation
Ernährung und Riechschärfe 35—37
Erschöpfung s. Adaptation
Essigsäure 33, 34, 41
Eugenol 53
Exalton 39

- Farbensehen**, Theorie von YOUNG 17
Feuchtigkeit und Geruchsempfindlichkeit 33—34
Follikelhormon und Geruchsempfindlichkeit 40
Filum olfactorium 9, 10, 11
Frequenzmodulation 11

Generatorpotential 11, 13
Genitalfunktion und Riechen 39
Geraniol 14, 21
Geruch, animalischer — 37
—, ätherischer — 14—15
—, blumiger — 14, 15, 39, 41
—, fauliger — 14
—, Früchte- 41
—, Gewürz- 39, 41
—, kampferartiger — 14, 15, 33, 41
—, Kompensation von Gerüchen 42—43
—, minzartiger — 14, 15
—, moschusartiger — 14, 15, 39
—, stechender — 14
—, vegetabilischer — 37
Geruchsempfindlichkeit 32—42
—, Adipositas 35
—, Alter 41—42
—, Druck 34
—, Feuchtigkeit 33—34
—, Geschlecht 39—40
— nach Medikamenten 40
— beim Neugeborenen 41
—, Riechmembranzustand 32—33
—, Tagesschwankungen 35—37
—, Volumen 34
Geruchserinnerung 20
Geruchsklassifikation 13, 16
— nach AMOORE 14, 15
—, periphere Analyse 52—54
— nach ZWAARDEMAKER 19
Geruchsreflexe, bedingte — 14, 15, 16, 40
Geruchsschwelle s. Riechschwelle
Geruchsstörungen 18
— s. auch Anosmie, Hyposmie
Geschmackssinn 17
Glomerulus olfactorius 9, 11, 16
—, Zahl beim Kaninchen 52

Habenula 12
hämato gene Olfaktion 37—39, 42
Heptan 14
Heptylsäureäthylester 50
Hippocampus 12
Hormone und Geruchsempfindlichkeit 40
humorale Riechtheorie 39
Hyposmie 18
Hypothalamus 12

Immunologie und Riechen 39
Informationstheorie des Riechvorgangs 52—53
Ionon, *o*- 28, 31, 32, 39, 47, 48, 51—53

Jodoform 41

Kampfer-Injektion 37—38
Koffein 40
Kohlenwasserstoffe 21
Kompensation von Gerüchen 42—43
Kresol, *m*- 43
—, *p*- 43

Lamina cribiformis (Siebplatte) 9, 10
lateral-mediale Differenzierung 14
Laryngektomie und hämatogenes Riechen 38
Lavendelessenz 41
Lavendellösung-Injektion 38
Lebhaftigkeit bei Neugeborenen auf Geruchsreize 41
Limonen 14
Lobus olfactorius 20

Menstruation und Riechschärfe 39—40
Mentholgabe 40
Methylazetat-Injektion 38
Methylketone 43
Methylsalicylat 33
Minimum perceptibile 23
Minze 41
Mischkomponenten, Addition 43
—, Antagonismus 43
—, Synergismus (Potenzierung) 43
Mitralzellen 11, 20
—, Zahl beim Kaninchen 52

Nahrung und Geruchsempfindlichkeit 35
— bis 37
Naphthalin 33, 41
Nasenhöhle 9
Nasenschmelze 10
Nerol 53
Nervus trigeminus 16
Neosalvarsan-Injektion 37
Nucleus amygdalae centralis 9
— amygdalae corticalis et medialis 9
— olfactorius anterior 12
— striatum 9

Oktan 14
Olfaktie 48
Olfaktometer nach NEUHAUS 24—26
Östrogene und Geruchsempfindlichkeit 40

- Pentan 13
 Pfefferminze 41
 Pinselzellen 11, 12
 Propionsäure 28, 29, 31, 33, 39, 44, 45, 49,
 51—53
 Pyridin 33, 43
 — -Injektion 38
- Raum-Zeit-Differenzierung** 13—14
 Reizschwelle im Bulbus 13
 Resedageruch 18
 Resonanztheorie des Hörens nach HELM-
 HOLTZ 16
 Rezeptorenklassen 14, 17, 22, 52
 —, morphologische Beweise 17
 Riechapparat 9
 Riechepithel 10
 —, hormonelle Einflüsse 40
 —, Struktur 17
 Riechhärcchen 10
 Riechkegel 10, 17
 Riechnervenfaser, Atrophie im Alter 41
 Riechrezeptoren, Ermüdung 21—22
 —, regionale Gruppierung 14
 —, Spezifität 12, 14, 16—17, 19, 20
 Riechschärfe, Altersabhängigkeit 41—42
 —, Beeinflussung 32—42
 —, Genitalfunktion 39—40
 — nach Medikamenten 40
 —, Riechschleimhautzustand 32—33, 40
 Riechschwelle 22—32
 — und Alter 41—42
 —, Apparatur zur Bestimmung 23—26
 — für Äthylcaprinal 31
 — für Äthylundecylat 31
 — nach Azetyl-beta-Methylcholin-Gabe
 40
 — nach Azetylcholingabe 40
 —, Berechnung der — 26
 — für Buttersäure 31
 — bei Duftgemischen 42—52
 —, Erkennungsschwelle 23, 41
 — und Geschlecht 39—40
 — und Hormone 40
 — für α -Ionon 31
 — nach Mentholgabe 40
 —, Methodik zur Bestimmung 26—28
 —, Wahrnehmungsschwelle 23, 41
 Riechspalte 9
- Riechstäbchen 17
 Riechvorgang 9
 —, humorale Theorie 39
 —, Informationstheorie 52—53
 Riechzapfen 17
 Riechzelltypen 10
 Riechzentrum 9—12
 —, primäre — 11
 —, sekundäre — 12
 —, tertiäre — 12
- Saugreflex, Einwirkung von Gerüchen 41
 Siebplatte s. Lamina cribiformis
 Sinnesnervenzellen, Arten 17
 —, Mitochondrien 17
 —, Zahl beim Hund 10
 —, Zahl beim Kaninchen 10, 52
 spezifische Nervenenergien von J. MÜLLER
 16
 Stereochemische Theorie des Riechvor-
 gangs 14, 15
 Störungen s. Geruchsstörungen und
 Anosmie
 Streptomycin 40
 Stress und Geruch 35
 Stria terminalis 16
 Strömungsfaktometer nach NEUHAUS
 24—26
 Stützzellen 10
- Tabak 39
 Tagesschwankungen der Geruchsempfind-
 lichkeit 35—36
 Temperatur, Wirkung auf Geruchsemp-
 findlichkeit 33—34
 Terpene 21
 Tractus olfactorius 9, 12, 14, 15
 Trigeminoerregung 23, 41
 Tuberculum olfactorium 9, 12, 16
 Tyrothricin 40
- Valeriansäure 41
 —, iso- 33, 51, 53
 Vanillin 18, 19
 Verschmelzung von Gerüchen 42
 Volumen des Duftreizes und Geruchsemp-
 findlichkeit 34
- Zigarettenrauch 33

Lebenslauf

Am 2. August 1938 wurde ich als Sohn des Malers und Dekorateurs Leo Goldenberg und seiner Ehefrau Lillie, geb. Spevack, in Brooklyn, New York (USA) geboren. Von 1943 bis 1954 besuchte ich die Volksschule in Brooklyn und die Stuyvesant High School in Manhattan. 1954 wurde mir ein Stipendium der Ford-Stiftung zum Studium am Shimer College und an der University of Chicago gewährt. Dort erhielt ich im Dezember 1958 den Grad eines Bachelor of Science in Biologie. Nach Abschluß meines Studiums arbeitete ich bis 1960 als Forschungsassistent am Sloan-Kettering Institute for Cancer Research in New York.

Für das Sommersemester 1960 immatrikulierte ich mich in der Medizinischen Fakultät der Universität Heidelberg. Seit dem Wintersemester 1960/61 studiere ich an der Universität Erlangen-Nürnberg Medizin und seit dem Sommersemester 1961 auch Naturwissenschaften. Mit meiner Promotionsarbeit am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg bin ich seit Frühjahr 1962 beschäftigt. In den Sommerferien 1963 war ich als Stipendiat des United States Public Health Service an der Columbia University in New York tätig.

Das medizinische Staatsexamen werde ich im April dieses Jahres beginnen und ich beabsichtige, im kommenden Herbst an der Medizinischen Fakultät in Heidelberg zu promovieren.

David Milton Goldenberg

